

ORSA Y

série A

n° d'ordre : 575

THESE DE DOCTORAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY

UNIVERSITE DE PARIS

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

par Pierre Claude MOREL

sujet

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE
DE LA DISTRIBUTION DES TIQUES
(ACARIENS, IXODIDAE et AMBLIOMMIDAE)
EN AFRIQUE ETHIOPIENNE CONTINENTALE

enregistré au C.N.R.S. sous le numéro A.O. 3885

soutenue le 16 décembre 1969 devant la commission d'examens

jury : MM. BERGERARD	président
BOCQUET	examineur
CHABAUD	examineur

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE
DE LA DISTRIBUTION DES TIQUES
(ACARIENS, IXODIDAE ET AMBLYOMMIDAE)
EN AFRIQUE ETHIOPIENNE CONTINENTALE

par Pierre Claude MOREL

INSTITUT D'ELEVAGE ET DE MEDECINE
VETERINAIRE DES PAYS TROPICAUX
10, rue Pierre Curie
MAISONS-ALFORT

CONSTITUTION A LA CONSERVATION
DE LA DISTINCTION DES TYPES
CARACTÉRISTIQUES ET ÉPIGRAPHIQUES
EN ASSIGNE RÉGULIÈREMENT CONTINUES

Par la Commission



INSTITUT D'ÉPIGRAPHIE ET DE MÉTHODE
ATLANTIQUE DES PAYS ROMAINS
10, rue de la Courbe
PARIS-14

AVANT-PROPOS

Monsieur Bergerard, Professeur à la Faculté des sciences d'Orsay, m'a fait l'honneur de s'intéresser à des travaux entrepris depuis plusieurs années sur des arthropodes d'importance médicale et vétérinaire, et de m'aider par ses conseils à définir, à partir des résultats obtenus, un sujet de thèse dont il a accepté d'être le président. Je lui en exprime ici ma respectueuse reconnaissance et lui sait infiniment gré de la grande bienveillance de son accueil.

Monsieur le Professeur Bocquet a accepté d'être distrait de ses préoccupations scientifiques habituelles pour reporter sa curiosité sur certains aspects du travail ici présenté. Je l'en remercie bien vivement.

C'est avec une grande joie que je me suis aperçu que Monsieur le Professeur Chabaud pouvait guider l'orientation générale de ma thèse, et en déterminer l'organisation et la conclusion. Ses encouragements m'ont été d'un grand soutien, notamment en ce qui concerne les hypothèses sur l'évolution des rapports parasitaires des tiques avec leurs hôtes. Je lui en suis très reconnaissant.

Je tiens à exprimer également toute ma gratitude envers les maîtres qui m'ont formé et qui ont déterminé ma carrière, tant au cours de mes études vétérinaires, que de ma spécialisation entomologique, ou lors de mon passage par l'université. Je dois un hommage particulier à Monsieur le Professeur Guilhon de l'Ecole vétérinaire de Maisons-Alfort et Monsieur le Professeur Grenier chef du service d'entomologie médicale à l'Institut Pasteur de Paris.

Le présent travail n'aurait pas été matériellement possible sans la bienveillance et la compréhension que m'ont manifestées depuis de nombreuses années les inspecteurs généraux J. Pagot, directeur général de l'Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, J. Orue, directeur du Laboratoire national de l'élevage et de recherches vétérinaires de l'Ouest-Africain, et P. Mornet, actuellement directeur central des Recherches vétérinaires à l'Institut national de la recherche agronomique. Qu'ils reçoivent l'assurance de ma reconnaissance déférente.

Je n'aurai garde d'oublier mes confrères et collègues d'Afrique, vétérinaires, médecins, pharmaciens et biologistes, qui m'ont aidé dans la réunion du matériel scientifique ayant servi à mes observations, tous mes amis du Laboratoire national de l'élevage de Dakar, des services vétérinaires de l'Aide et de la Coopération, de l'Office de la recherche scientifique et technique d'outre-mer. Je ne peux les nommer tous ici; je les associe dans mon chaleureux souvenir.

Je remercie enfin, d'une façon toute particulière, les personnalités qui m'ont donné accès aux collections de divers organismes scientifiques, Monsieur le Professeur Brizard de l'Ecole vétérinaire de Toulouse (collection de L.G. Neumann), Monsieur le Professeur Galliard, de l'Institut de parasitologie de la Faculté de médecine de Paris (collection E. Brumpt), Monsieur le Docteur Roy, chef du service d'entomologie de l'I.F.A.N. à Dakar; je rend hommage à la mémoire de Monsieur le Professeur M. André, qui m'avait permis de consulter la collection d'acariens du Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

TABLE DES MATIERES

Pages

3	AVANT-PROPOS
5	TABLE DES MATIERES
11	INTRODUCTION
	<u>PREMIERE PARTIE : GENERALITES</u>
17	DISTRIBUTION DES TIQUES
20	Références bibliographiques
31	PREFERENCES D'HOTE
32	Ubiquité
33	Sélectivité
35	Spécificité parasitaire
38	Monotropisme
39	Ditropisme
40	Télotropisme
41	FACTEURS INTRINSEQUES DU CYCLE EVOLUTIF
42	Cycle triphasique
42	Cycle diphasique
43	Cycle monophasique
45	FACTEURS EXTRINSEQUES DU CYCLE EVOLUTIF
47	HABITAT
51	MICROHABITAT
52	Exophilie
53	Sylvo-exophilie
54	Endophilie
56	Cryptophilie
57	CLIMATOLOGIE
59	MICROHABITAT, TYPES CYCLIQUES ET DISTRIBUTION
63	APPENDICE SUR LES ZONES DE VEGETATION

Pages

91	<u>DEUXIEME PARTIE : DISTRIBUTION SPECIALE</u>
91	NUTTALLIELLIDAE Schulze, 1936
91	 <u>Nuttalliella</u> Bedford, 1931
	<u>N.namaqua</u> Bedford, 1931
92	IXODIDAE Schulze, 1938
95	 <u>Ceratixodes</u> Neumann, 1902
	<u>C.uriae</u> (White, 1852)
96	 <u>Eschatocephalus</u> Frauenfeld, 1853
97	<u>Esc.simplex</u> (Neumann, 1906)
	<u>Esc.vespertilionis</u> (Koch, 1844)
98	 <u>Exopalpiger</u> Schulze, 1936
99	<u>Ex.alluaudi</u> (Neumann, 1913)
99	 <u>Ixodes</u> Latreille, 1796
	<u>Ixodes</u> (Afrixodes) Morel, 1966
102	 <u>I.arebiensis</u> Arthur, 1956
	<u>I.aulacodi</u> Arthur, 1956
103	 <u>I.auriculaelongae</u> Arthur, 1958
	<u>I.bakeri</u> Arthur & Clifford, 1961
	<u>I.bedfordi</u> Arthur, 1959
	<u>I.browningi</u> Arthur, 1956
104	 <u>I.brumpti</u> Morel, 1965
	<u>I.cavipalpus</u> Nuttall & Warburton, 1908
	<u>I.cumulatimpunctatus</u> Schulze, 1943
105	 <u>I.dawesi</u> Arthur, 1956
	<u>I.djaronensis</u> Neumann, 1907
	<u>I.elongatus</u> Bedford, 1929
	<u>I.evansi</u> Arthur, 1956
106	 <u>I.heinrichi</u> Arthur, 1962
	<u>I.hoogstraali</u> Arthur, 1955
	<u>I.latus</u> Arthur, 1958
	<u>I.lewisi</u> Arthur, 1965
	<u>I.loveridgei</u> Arthur, 1958
107	 <u>I.minutae</u> Arthur, 1959
	<u>I.moreli</u> Arthur, 1957
	<u>I.muniensis</u> Arthur & Burrow, 1957
108	 <u>I.nairobiensis</u> Nuttall, 1916
	<u>I.nchisiensis</u> Arthur, 1958
	<u>I.okapiae</u> Arthur & Burrow, 1956
	<u>I.oldi</u> Nuttall, 1913
109	 <u>I.pilosus</u> Koch, 1844
110	 <u>I.procaviae</u> Arthur & Burrow, 1957
	<u>I.rageaui</u> Arthur, 1957
	<u>I.rasus</u> Neumann, 1899

Pages

111		<u>I.rhabdomysae</u> Arthur, 1959
		<u>I.rotundatus</u> Arthur, 1958
112		<u>I.rubicundus</u> Neumann, 1904
114		<u>I.schillingsi</u> Neumann, 1901
		<u>I.spinae</u> Arthur, 1958
		<u>I.thomasae</u> Arthur & Burrow, 1957
115		<u>I.transvaalensis</u> Clifford & Hoogstraal, 1966
		<u>I.ugandanus</u> Neumann, 1906
		<u>I.walkerae</u> Clifford, Kohls & Hoogstraal, 1968
115		<u>Lepidixodes</u> (Schulze, 1936)
		<u>L.paradoxus</u> (Kohls & Clifford, 1961)
116		<u>Pholeoixodes</u> Schulze, 1942
117		<u>Scaphixodes</u> Schulze, 1941
		<u>Sc.daveyi</u> (Nuttall, 1913)
		<u>Sc.euplecti</u> (Arthur, 1958)
		<u>Sc.theilerae</u> (Arthur, 1953, 1956)
119		AMBLIOMMIDAE Schulze, 1938
120		<u>Amblyocentor</u> Schulze, 1932
		<u>Amc.circumguttatus</u> (Neumann, 1897)
121		<u>Amc.rhinocerinus</u> (Denny, 1843)
121		<u>Amblyomma</u> Koch, 1844
124		<u>A.astrion</u> Doenitz, 1909
125		<u>A.cohaerens</u> Doenitz, 1909
126		<u>A.(Dermiomma) cuneatum</u> Neumann, 1899
127		<u>A.eburneum</u> Gerstaecker, 1873
128		<u>A.falsomarmoreum</u> Tonelli-Rondelli, 1933
		<u>A.gemma</u> Doenitz, 1909
129		<u>A.hebraeum</u> Koch, 1844
131		<u>A.lepidum</u> Doenitz, 1909
133		<u>A.marmoreum</u> Koch, 1844
		<u>A.nocens</u> Robinson, 1911
134		<u>A.nuttalli</u> Doenitz, 1909
135		<u>A.paulopunctatum</u> Neumann, 1899
136		<u>A.personatum</u> Neumann, 1901
		<u>A.pomposum</u> Doenitz, 1909
137		<u>A.rhinocerotis</u> (De Geer, 1778)
138		<u>A.sparsum</u> , Neumann, 1899
139		<u>A.splendidum</u> Giebel, 1877
140		<u>A.(Hoogstraalia) sylvaticum</u> (De Geer, 1778)
		<u>A.tholloni</u> Neumann, 1899
142		<u>A.variegatum</u> (Fabricius, 1794)
147		<u>Aponomma</u> Neumann, 1899
148		<u>Ap.arcanum</u> (Karsch, 1879)
		<u>Ap.exornatum</u> (Koch, 1844)
149		<u>Ap.flavomaculatum</u> (Lucas, 1846)
		<u>Ap.latum</u> (Koch, 1844)

Pages		
150		<u>Ap.ochraceum</u> Neumann, 1901 <u>Ap.rondelliae</u> T.S.Dias, 1952 <u>Ap.transversale</u> (Lucas, 1844)
151		<u>Boophilus</u> Curtice, 1891
153		<u>B.annulatus</u> (Say, 1821)
154		<u>B.decoloratus</u> (Koch, 1844)
157		<u>B.geigy</u> Aeschlimann & Morel, 1964
158		<u>B.microplus</u> (Canestrini, 1887)
161		<u>Cosmiomma</u> Schulze, 1919 <u>C.hippopotamense</u> (Denny, 1843)
161		<u>Dermacentor</u> Koch, 1844
161		<u>Haemaphysalis</u> Koch, 1844
166		<u>Hm.aciculifer</u> Warburton, 1913
168		<u>Hm.bequaerti</u> Hoogstraal, 1956 <u>Hm.calcarata</u> Neumann, 1902 <u>Hm.cooleyi</u> Bedford, 1929
169		<u>Hm.hoodi</u> Warburton & Nuttall, 1909
170		<u>Hm.houyi</u> Nuttall & Warburton, 1915
172		<u>Hm.leachi</u> (Audouin, 1827)
175		<u>Hm.orientalis</u> Nuttall & Warburton, 1915 <u>Hm.parmata</u> Neumann, 1905
177		<u>Hm.silacea</u> Robinson, 1911
178		<u>Hm.spinulosa</u> Neumann, 1906 <u>Hm.sulcata</u> Canestrini & Fanzago, 1877
179		<u>Hm.tauffliebi</u> Morel, 1965
181		<u>Hyalomma</u> Koch, 1844
184		<u>H.(Hyalommasta) aegyptium</u> (Linné, 1758) <u>H.albiparmatum</u> Schulze, 1919 <u>H.asiaticum</u> Schulze & Schlottke, 1929
185		<u>H.detritum</u> Schulze, 1919
186		<u>H.dromedarii</u> Koch, 1844
187		<u>H.erythraeum</u> Tonelli-Rondelli, 1932 <u>H.excavatum</u> Koch, 1844
189		<u>H.franchinii</u> Tonelli-Rondelli, 1932 <u>H.impeltatum</u> Schulze & Schlottke, 1929
190		<u>H.impressum</u> Koch, 1844
191		<u>H.lusitanicum</u> Koch, 1844
193		<u>H.marginatum marginatum</u> Koch, 1844 <u>H.marginatum turanicum</u> Pomerancev, 1946
194		<u>H.(Hyalommina) punt</u> Hoogstraal, Kaiser & Pedersen, 1969 <u>H.(Hyalommina) rhipicephaloides</u> Neumann, 1901 <u>H.rufipes rufipes</u> Koch, 1844
198		<u>H.rufipes glabrum</u> Delpy, 1946
199		<u>H.schulzei</u> Olenov, 1931 <u>H.truncatum</u> Koch, 1844
203		<u>Margaropus</u> Karsch, 1879 <u>M.reidi</u> Hoogstraal, 1956 <u>M.winthemi</u> Karsch, 1879

Pages

205		<u>Pterygodes</u> Neumann, 1913 <u>Pt.fulvus</u> (Neumann, 1913)
206		<u>Rhipicentor</u> Cooper & Robinson, 1908
207		<u>Rhc.bicornis</u> (Nuttall & Warburton, 1907) <u>Rhc.nuttalli</u> Cooper & Robinson, 1908
209		<u>Rhipicephalus</u> Koch, 1844
212		<u>Rh.appendiculatus</u> Neumann, 1901
219		<u>Rh.(Hyperaspidion) armatus</u> Pocock, 1900 <u>Rh.arnoldi</u> Theiler & Zumpt, 1950
220		<u>Rh.aurantiacus</u> Neumann, 1907
221		<u>Rh.bequaerti</u> Zumpt, 1950 <u>Rh.boueti</u> Morel, 1957
222		<u>Rh.(Digineus) bursa</u> Canestrini & Fanzago, 1877 <u>Rh.camelopardalis</u> Walker & Wiley, 1959 <u>Rh.capensis</u> Koch, 1844
225		<u>Rh.carnivoralis</u> Walker, 1966 <u>Rh.cliffordi</u> Morel, 1965
227		<u>Rh.complanatus</u> Neumann, 1911 <u>Rh.compositus</u> Neumann, 1897
229		<u>Rh.(Hyperaspidion) cuspidatus</u> Neumann, 1906 <u>Rh.deltoideus</u> Neumann, 1910
231		<u>Rh.distinctus</u> Bedford, 1932
232		<u>Rh.duttoni</u> Neumann, 1907 <u>Rh.dux</u> Doenitz, 1910
233		<u>Rh.(Digineus) evertsi evertsi</u> Neumann, 1897
237		<u>Rh.(Digineus) evertsi mimeticus</u> Doenitz, 1910 <u>Rh.follis</u> Doenitz, 1910
238		<u>Rh.gertrudae</u> Feldman-Muhsam, 1960 <u>Rh.(Digineus) glabroscutatus</u> Du Toit, 1941 <u>Rh.guilhoni</u> Morel & Vassiliades, 1963
240		<u>Rh.humeralis</u> Rondelli, 1926
241		<u>Rh.hurti</u> Wilson, 1954
242		<u>Rh.jeanneli</u> Neumann, 1913
246		<u>Rh.longiceps</u> Warburton, 1912
243		<u>Rh.longicoxatus</u> Neumann, 1905 <u>Rh.longus</u> Neumann, 1907
246		<u>Rh.lunulatus</u> Neumann, 1907
248		<u>Rh.maculatus</u> Neumann, 1901
249		<u>Rh.masseyi</u> Nuttall & Warburton, 1908
250		<u>Rh.moucheti</u> Morel, 1965 <u>Rh.muehlensi</u> Zumpt, 1943
251		<u>Rh.muhsamae</u> Morel & Vassiliades, 1965
253		<u>Rh.neavei</u> Warburton, 1912
254		<u>Rh.oculatus</u> Neumann, 1901
255		<u>Rh.planus</u> Neumann, 1907
256		<u>Rh.pravus</u> Doenitz, 1910
258		<u>Rh.pulchellus</u> (Gerstaecker, 1873)
260		<u>Rh.punctatus</u> Warburton, 1912 <u>Rh.pusillus</u> Gil Collado, 1938

Pages

261		<u>Rh.reichenowi</u> Zumpt, 1943
		<u>Rh.sanguineus</u> (Latreille, 1806); Koch, 1844
266		<u>Rh.sculptus</u> Warburton, 1912
		<u>Rh.senegalensis</u> Koch, 1844
268		<u>Rh.simpsoni</u> Nuttall, 1910
269		<u>Rh.simus</u> Koch, 1844
272		<u>Rh.sulcatus</u> Neumann, 1908
275		<u>Rh.supertritus</u> Neumann, 1907
276		<u>Rh.(Hyperaspidion) theileri</u> Bedford & Hewitt, 1925
277		<u>Rh.tricuspis</u> Doenitz, 1906
279		<u>Rh.turanicus</u> Pomerancev & Matikašvili, 1940
		<u>Rh.ziemanni</u> Neumann, 1904

281 TROISIEME PARTIE : DISTRIBUTION DES TIQUES EN AFRIQUE ETHIOPIENNE

281 DISTRIBUTION DES TIQUES ET AIRES FAUNISTIQUES

282	Associations d'espèces dans l'Ouest-Africain
283	Associations d'espèces en Afrique orientale
284	Associations d'espèces en Afrique australe
285	Définition des sous-régions faunistiques
287	Sous-régions et secteurs faunistiques
290	Limites des sous-régions faunistiques
291	Interprétation de la distribution en sous-régions

295 DISTRIBUTION DES TIQUES SPECIFIQUES

315 CONSTITUTION DE LA FAUNE DES TIQUES D'AFRIQUE

317	Hypothèses sur la chronologie évolutive des genres d' <u>Ixodoidea</u>
327	Hypothèses sur la paléobiogéographie des <u>Ixodoidea</u>

337 CONCLUSIONS GENERALES

343 BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

A l'heure actuelle, en Afrique éthiopienne, les documents publiés sur la distribution, la biologie et l'habitat des tiques sont nombreux. Ils ne sont précis que dans le cas de certains territoires seulement (Afrique australe, Tanzanie, Sudan, Congo, Ouest-Africain). Comme ils se situent dans des sous-régions différentes, il était utile, en attendant que se complètent les connaissances à l'échelle de toute l'Afrique, de les mettre en rapport avec les données disparates ou partielles que fournit la littérature, qui se trouveront ainsi mieux comprises et coordonnées. Une telle tentative de synthèse sur la distribution des tiques d'Afrique ne se présente donc pas comme un aboutissement à l'échelle du continent, mais plutôt comme un moyen d'établir un inventaire de l'acquis, comparer des conclusions obtenues isolément dans des pays déterminés, et compenser l'insuffisance des données dans certains pays par la pratique de l'analogie avec ce qui se passe dans les pays voisins mieux étudiés. Au total, l'ensemble des considérations sur la biogéographie des tiques d'Afrique se présente plutôt comme un exposé d'idées directrices ou d'hypothèses de travail. Bien peu de faits de distribution sont établis sur des bases écologiques contrôlées concernant le microhabitat; il s'agit le plus souvent de données simples de récoltes.

Le présent travail sur la distribution des tiques éthiopiennes constitue donc une tentative de synthèse entre les connaissances sur la systématique des espèces, leur habitat, leurs préférences d'hôte, leur biologie, à la lumière des données actuelles, en regard de ce qu'on peut supposer de leur phylogénie et de celle de leurs hôtes.

L'activité personnelle de l'auteur a consisté tout d'abord de 1956 à 1965, à recueillir sur le terrain, dans les conditions les plus diverses et sur les hôtes les plus variés, les tiques des animaux domestiques et sauvages. Ceci au Sénégal d'une façon quasi permanente; dans certaines zones du Mali et de Haute-Volta, en Côte d'Ivoire et au Dahomey, au cours de missions. Le but premier était de connaître la distribution des tiques d'intérêt médical et vétérinaire. Pour étendre ses renseignements, l'auteur recevait également des récoltes de tiques émanant de collègues médecins, vétérinaires ou biologistes, ou d'organismes comme l'Institut fondamental d'Afrique noire, provenant de divers points de l'Ouest-Africain ou du Centre-Africain. Dans un premier temps, ces cartes de distribution avaient été dressées sans aucun souci de les mettre en corrélation avec des facteurs

climatiques ou autres. L'information systématique était complétée par l'examen de spécimens déterminés communiqués par des collègues acarologistes et provenant de plusieurs pays d'Afrique orientale et australe. Les collections d'organismes scientifiques français ont été également consultées.

Lors des premières publications sur le sujet, c'est avec les facteurs climatiques qu'ont été cherchées des corrélations. La mise en jeu des isohyètes précisait déjà d'une façon démonstrative l'extension de certaines espèces.

C'est dans un deuxième temps, lors d'une tentative de comprendre la distribution d'espèces communes, ou prétendues telles, à plusieurs sous-régions, que les comparaisons ont été faites avec les zones phytogéographiques. Ceci pour tenir compte notamment des publications de G.THEILER qui utilisait cette méthode dans l'exposé de la distribution de quelques espèces australes, dont certaines se retrouvent dans l'Ouest-Africain. Dans le même temps paraissait la carte de l'U.N.E.S.C.O. sur la végétation de l'Afrique et celle de la F.A.O. sur les tapis graminéens, tandis qu'étaient diffusées des traductions en anglais de documents de biologistes soviétiques sur la distribution des espèces paléarctiques.

La première question qui s'est posée était celle du complexe des espèces voisines de Rhipicephalus sanguineus. C'est à partir de ce moment que, plus conscient des différences de zone à zone dans une même sous-région, et entre zones homologues de sous-régions différentes, l'auteur a pu s'apercevoir de la concordance très satisfaisante des entités systématiques classiques, méconnues ou nouvelles qu'il distinguait dans le complexe de Rh.sanguineus, avec les zones phytoclimatiques de l'ensemble du continent africain. Les arguments tirés de la distribution dans des zones climatologiquement bien différentes avaient orienté la recherche de caractères morphologiques distinctifs entre des populations jusque là confondues. C'est donc dans une deuxième phase du travail que l'étude proprement morphologique a été entreprise, qui a confirmé l'hypothèse de la différence des populations en fonction de corrélations fondées sur la climatologie et les zones de végétation.

Ultérieurement, cette méthode a permis de mettre en évidence d'autres couples d'espèces mutuellement vicariantes entre l'Afrique centro-occidentale et orientale.

Inversement, lors de l'étude des adultes et des stades préimaginaux des Ixodes d'Afrique forestière, c'est sur la morphologie qu'a été établie leur indépendance et qu'a été créé le sous-genre Afrixodes; c'est par la suite seulement que la portée biogéographique de ce fait a été dégagée.

En d'autres termes, les activités préalables au travail ici présenté ont consisté en constatations sur la distribution des espèces d'Afrique occidentale, ou en observations morphologiques et systématiques.

Une synthèse sur la distribution des tiques de l'Ouest-Africain pouvait être réalisée en fonction de données originales. D'une part cependant, l'auteur possédait quelques données sur l'Afrique méditerranéenne, orientale et australe, d'autre part, il avait été amené à consulter la littérature concernant ces sous-régions. L'étude de la distribution en Afrique centro-occidentale aurait nécessité des références constantes, à titre comparatif, à des données portant sur les faunes du Sudan, de Tanzanie, du Congo, du Sud-Africain.

Il a semblé préférable d'intégrer les données originales sur l'Afrique occidentale dans l'ensemble des renseignements dont on dispose sur le reste de l'Afrique, et tenter une synthèse à l'échelle du continent, plutôt que de se limiter à une sous-région, en étant très souvent amené à faire allusion à ce qui a été observé ailleurs. Ceci permet d'établir des corrélations entre l'ensemble des tiques d'Afrique et toutes les zones phytogéographiques.

Une autre difficulté est venue du caractère provisoire des conceptions systématiques au sujet de certains genres, notamment chez les Rhipicephalus. Les données, même récentes, de la littérature s'adressent le plus souvent dans ce cas à des complexes d'espèces voisines; il n'est pas toujours possible d'y reconnaître ce qui concerne chacune. Les distributions ne peuvent alors qu'être ébauchées, à l'aide de documents ou de matériel contrôlés; c'est le cas pour beaucoup de Rhipicephalus. Il faudra certainement encore de nombreuses années avant que se stabilise la systématique de ce genre et que se complètent les connaissances relatives à leur distribution.

L'extension à toute la région éthiopienne de l'étude de la distribution des tiques s'est accompagnée cependant d'une restriction au domaine continental; la faune malgache en effet a été exclue, car son interprétation, et les implications des parasites avec tous les groupes animaux présents à Madagascar, font qu'il s'agit d'un sujet bien défini et indépendant. Il mériterait une étude spéciale. Ceci n'empêche pas que de nombreuses allusions ont été faites au cours des pages aux tiques malgaches.

Une autre limitation est intervenue dans le nombre des groupes étudiés. Les tiques dans leur ensemble représentent le sous-ordre des Ixodina, qui est divisé en deux superfamilles, les Argasoidea et les Ixodoidea; les premiers comprennent la famille des Argasidae; les seconds comprennent les Nuttalliellidae, les Ixodidae sensu stricto et les Amblyommidae.

Or les Argasidae présentent des problèmes particuliers d'écologie, donc de distribution, et de phylogénie, et n'ont que des zones d'extension partielles sur les continents. Si bien que dans la recherche de corrélations entre les distributions de tiques et les zones phytoclimatiques, ils n'interviennent que de façon accessoire; ils auraient nécessité des commentaires particuliers, sans modifier les aires faunistiques résultant de la mise en jeu des seuls Ixodoidea. Il a donc été considéré que les problèmes relevant

de la distribution des Argasidae constituent un sujet distinct. Seuls donc les Ixodoidea sont impliqués dans le présent travail.

Au cours des commentaires, il ne sera fait aucune référence fondamentale à la systématique, sinon par brèves allusions. Une synthèse du sujet serait extrêmement souhaitable, mais il n'est même pas possible de l'esquisser ici. Car aussi bien, suivant les critères actuels, une révision systématique des Ixodoidea n'est pas concevable sans une base biogéographique et phylogénétique. C'est un des buts de cet ouvrage que de réunir les documents à cet effet. De toute façon, les conceptions systématiques sous-tendent obligatoirement toute étude comparative sur l'écologie et la biogéographie d'espèces voisines.

Quelques explications sont nécessaires sur la terminologie utilisée.

Bien que de nombreux auteurs utilisent toujours dans son sens large le terme d'Ixodidae, qui comprend alors les Ixodinae (ou Prostriata) et les Amblyomminae (ou Metastriata), l'élévation de ces sous-familles au rang de famille semble plus conforme aux différences existant dans la morphologie, la biologie et la phylogénie de ces deux groupes; leur séparation doit être très ancienne et leur différenciation séparée à partir d'Argasoidae distincts n'est pas à exclure, ou tout au moins leurs dérivations ne sont pas contemporaines.

A l'intérieur des Ixodidae sensu stricto, les taxons considérés ici comme genres (Scaphixodes, Pholeoixodes, Eschatocephalus, Endopalpiger, Sternalixodes), sont habituellement utilisés comme sous-genres. Les différences nombreuses existant dans leurs morphologies, leurs biologies peuvent autoriser ce point de vue. Les déductions sur l'ancienneté relative de ces taxons justifieraient également un traitement générique.

Dans le cours de ce travail vont donc se trouver juxtaposés des éléments originaux et des données provenant de la littérature; les sources en sont citées dans les commentaires sur l'écologie de chaque espèce; pour le reste, les considérations et généralisations à propos d'une distribution, les comparaisons entre les aires d'extension de plusieurs espèces, correspondent à une prise de position personnelle. En ce qui concerne les chapitres de généralités sur la distribution des tiques non spécifiques et spécifiques, ou sur l'origine du peuplement africain, les commentaires reposent pour la plupart sur des données classiques dans la littérature, mais leur coordination, leur interprétation ou les réflexions à leur sujet visent à être également originales.

Tel qu'il est, ce travail souhaiterait constituer un document pour les biologistes qui se renseignent sur la distribution des parasites et tous les problèmes qui en relèvent, un point de départ d'études précises sur le terrain pour les écologistes, des hypothèses de travail ou des arguments de vérification pour les systématiciens, un élément de comparaison

pour les zoologistes étudiant la biogéographie d'autres groupes d'animaux, une tentative de synthèse enfin pour tous ceux qu'intéressent les problèmes de l'évolution.

PLAN DE L'EXPOSE

Un chapitre de généralités sur la biologie et l'écologie précède l'ensemble des documents relatifs à la distribution des différentes espèces. Assurément, les renseignements fournis dans ces généralités procèdent d'une analyse des données concernant chaque espèce. Il faut admettre qu'il s'agit là d'une convention. Il eût été plus logique de décrire en détail les aspects particuliers du cycle, des préférences d'hôte, de l'habitat, du microhabitat, à propos de chaque espèce. Mais l'étude de tous ces faits a permis de les regrouper sous un nombre de modalités relativement réduit, et de les désigner selon une certaine terminologie. Les généralités servent ainsi à formuler les définitions sur tous les facteurs, intrinsèques et extrinsèques, du cycle évolutif, et ceci d'une manière personnelle. Il n'a pas encore été tenté d'analyser et de systématiser les cycles et l'écologie des Ixodoidea. Les termes proposés seront peut-être critiqués dans leur forme, ou selon les acceptions particulières aux spécialistes d'autres groupes zoologiques. La terminologie se présente ici comme cohérente. Chaque terme pourra ultérieurement être précisé ou amendé par l'usage.

Après les justifications sur la méthode de représentation cartographique de la distribution, sur la décision de se limiter à ces seuls documents, et l'exclusion de toute citation de localités, sont envisagées les modalités des rapports avec les hôtes, les préférences trophiques, les aspects de spécificité ou non.

Les différents types de cycles évolutifs sont précisés, puis mis en rapport avec les préférences d'hôte. Bien qu'il ne s'agisse pas de traiter de la biologie proprement dite des tiques, ces détails sur les cycles sont nécessaires, car ils expliquent certaines particularités d'habitat ou les possibilités d'établissement dans des zones en principe peu favorables.

Les généralités sur l'habitat et le microhabitat des tiques fournissent le vocabulaire et les notions auxquelles il sera fait appel à propos de chaque espèce. Il a semblé nécessaire à la suite de rappeler les définitions et les caractéristiques des zones de végétation, d'après plusieurs sources, et d'y joindre les données climatologiques relatives à chacune.

Bien que la dynamique saisonnière soit une conséquence des exigences microclimatiques de la tique et des fluctuations des éléments constitutifs du climat, cet aspect a semblé concerner plus la biologie en elle-même

que sa distribution, quoiqu'il y ait là des possibilités d'adaptation à des zones dont les conditions diffèrent des optimales pour une espèce donnée.

Le chapitre sur la distribution des Ixodoidea consiste dans le commentaire sur l'habitat et le microhabitat de chaque espèce, le tout renvoyant à une carte de distribution placée dans un atlas séparé; chaque carte groupe d'ailleurs plusieurs espèces, dont les distributions sont complémentaires et mutuellement significatives.

Le chapitre sur les aires faunistiques tente de systématiser la distribution sur l'ensemble de l'Afrique, en mettant en relief les associations d'espèces dans les mêmes zones, ou leurs combinaisons au milieu des diverses zones d'une même sous-région, pour les espèces sans hôtes particularisés.

La distribution des tiques spécifiques fait l'objet du chapitre suivant. Les espèces y sont groupées suivant l'hôte, dont l'origine et la distribution sont brièvement rappelés; les distributions des tiques associées au même vertébré ou à des espèces proches sont comparées, et les rapports d'hôte analysés, mais toujours dans la perspective de l'écologie.

Enfin, dans le dernier chapitre, le point de vue de la distribution actuelle tend à être dépassé, pour être interprété à la lumière de la distribution sur d'autres continents des genres représentés en Afrique; en fonction des arguments basés sur la paléogéographie et la paléontologie des vertébrés, la phylogénie des tiques sera mise en parallèle avec diverses hypothèses relatives à leurs époques d'évolution et de diffusion à la surface de la terre.

PREMIERE PARTIE

GENERALITES

DISTRIBUTION DES TIQUES

Pour illustrer et comparer les distributions des diverses espèces constitutives d'une faune, il est évidemment plus démonstratif de reporter sur une carte les points de récolte de chacune, qu'il s'agisse de données nouvelles ou puisées dans la littérature. Des cartes à grande échelle, très détaillées, permettront une plus grande précision dans les corrélations entre la distribution d'une espèce et les facteurs géographiques physiques, climatiques, l'hydrographie, le relief, les zones de végétation, les rapports avec les agglomérations humaines, les zones naturelles ou transformées par l'homme, la nature du sol, etc. Il serait également possible sur de telles cartes d'adopter un système figuratif de la densité des diverses populations d'une espèce ou de leurs époques d'activité saisonnière quand elles ne sont pas concomitantes; l'absence confirmée de l'espèce y serait également indiquée. De tels documents, intéressant un Etat ou une région naturelle et constituant une somme d'indications analytiques, représentent évidemment le but de toute enquête approfondie et le résultat de nombreuses années d'observation et d'expérimentation en laboratoire et sur le terrain. En fait de tels documents sont très peu nombreux.

Sur une carte à petite échelle, il n'est plus possible de faire figurer autant de détails. Du fait qu'elle peut embrasser tout un continent ou des fragments importants de celui-ci, elle s'avère, non plus moyen d'expression de l'analyse écologique de la dispersion d'une espèce sur une partie de son aire, mais une méthode de comparaison entre les aires totales d'extension d'espèces voisines, vicariantes, complémentaires; elle opère la synthèse entre l'aspect écologique de cette distribution, qui peut toujours figurer sur de telles cartes au niveau de la zone phytoclimatique, et l'aspect faunistique et biogéographique.

Le présent travail étant orienté vers la biogéographie des tiques d'Afrique dans leur ensemble, c'est sur des cartes à petite échelle que les distributions ont été figurées. Celles-ci sont constituées par les données fournies par la littérature, utilisées telles quelles ou réinterprétées,

notamment dans le cas de références anciennes ou quand le statut systématique des espèces citées est remis en cause aujourd'hui; s'y ajoutent de nombreuses données personnelles non publiées à ce jour. Dans l'optique de ce travail, il n'est pas possible de rapporter en détail toutes ces références; leur masse documentaire alourdirait d'au moins 500 pages un texte qui tente de prendre une certaine distance avec cette accumulation de faits; la citation de noms d'agglomérations et de pays n'ajouterait que peu de choses, sinon une simple justification aux cartes présentées ici et qui servent de base à tous les commentaires.

Sur chacune de ces cartes figurent les distributions d'un petit nombre d'espèces d'un même genre, regroupées pour leurs affinités systématiques ou leurs préférences d'hôte; ceci pour que les cartes demeurent lisibles et que les distributions d'espèces s'éclairent mutuellement (vicariances, dérivations, restrictions). Elles sont toutes établies à une même échelle, ainsi que celles représentant les données climatiques ou phytogéographiques.

Le choix de l'échelle de représentation des symboles correspondant aux points de capture des espèces pouvait prêter à hésitation. Le procédé le plus objectif aurait été de représenter ponctuellement la localité exacte. Ceci aurait rendu surtout évident la plus grande fréquence des récoltes autour des grandes agglomérations ou le long des axes importants de déplacement. Par ailleurs, la petite échelle de la carte et l'impossibilité d'y figurer les densités relatives d'une espèce obligeaient à dégager la signification exacte de la localité de capture, par rapport aux hôtes sur lesquels ils ont été trouvés dans la plupart des cas. L'échelle de représentation cartographique devait donc viser à interpréter la portée du document brut que constitue la localité de récolte et à généraliser une distribution à partir de ces derniers. Ce qui importait donc davantage, c'est le point de vue qualitatif, présence ou absence d'une espèce, sur une aire donnée. En ce qui concerne certains arthropodes, cette généralisation demande certaines précautions quand ils sont liés à des habitats donnés, des associations végétales précises caractéristiques de microclimats définis, comme certains Diptères tels que les Culicidae ou les Glossinidae; les nécessités de vol des adultes les obligent à s'éloigner du tapis herbacé et à fréquenter des microhabitats appropriés dans les espaces libres au-dessus du sol, et dont la recherche est mise en route par le jeu de nombreux tactismes.

Il ne se passe rien de tel chez les tiques. Leurs possibilités de déplacements horizontaux sont réduites; les divers stades ne s'éloignent vraisemblablement pas plus de quelques mètres de leur point d'éclosion, de l'oeuf ou de la puppe, par leurs propres moyens; ces mouvements actifs sont donc limités. En revanche les déplacements passifs sont considérables, de plusieurs dizaines de kilomètres, voire de centaines, quand un stade est associé à des oiseaux, des carnivores ou des ongulés, beaucoup moins si l'espèce est associée à tous les stades à des rongeurs de terriers ou des reptiles.

Par ailleurs, les immatures et les adultes ne sont pas aussi dépendants que les Diptères précités des microclimats offerts à 1-2 mètres du sol par les diverses associations végétales; ils sont toujours en contact avec le sol ou avec la couche herbacée, où ils peuvent s'abriter en cas d'épisode microclimatique défavorable; ils sont donc moins exposés aux effets du climat général, ou peuvent mieux s'en protéger. Si bien que dans une zone, ce ne seront pas tant les associations végétales précises qui détermineront leurs possibilités d'existence, mais les conditions moyennes du tapis herbacé sur une aire phytogéographique définie; la localisation chez les tiques est toujours moins poussée que dans le cas des Diptères Culicidae et Glossinidae. La plupart des espèces non spécifiques, exophiles au moins au stade adulte, sont sélectives d'hôtes de grande mobilité, eux-mêmes liés aux formations végétales dans leur ensemble, plutôt qu'à des associations végétales précises, comme le font les arthropodes, même ailés (cf. LEMEE, 1967 : 225).

Les formations riveraines denses, forêts-galeries, ne doivent pas être considérées de ce point de vue seulement comme des différenciations au sein d'une zone donnée, mais comme des remontées des zones voisines plus humides; il s'agira donc alors plutôt d'une juxtaposition, d'une mosaïque, dont les divers éléments sont représentatifs de zones distinctes.

Dans la mesure des réalisations sur le terrain, une étude approfondie du microhabitat ne devrait porter que sur les récoltes d'acariens libres sur le sol ou la végétation, ou parasites d'hôtes à microhabitat précis tels que les nids ou les terriers. Or la plupart des renseignements concernant les tiques proviennent de récoltes sur bétail ou sur animaux sauvages. Dans ces conditions il n'est pas possible de supposer l'origine exacte de la tique dans un cercle d'au moins 10 kilomètres de rayon, sauf dans des conditions de pâturage restreint.

C'est pourquoi la généralisation d'une localité de capture au degré carré semble concorder avec le degré de précision des renseignements dont on dispose. Ce degré carré correspond à un carré d'environ 70 km de côté à l'Equateur, à un trapèze d'environ 70 km de hauteur sous le tropique. Sauf cas particuliers, rechercher une plus grande exactitude fournit des précisions illusoires. Les indications supplémentaires contrôlées ont alors leur place dans le commentaire. On s'aperçoit de toute façon que la distribution des tiques liées, au moins à un stade, aux oiseaux, ongulés, léporides et carnivores, correspond à l'aire de circulation réelle de ces tiques, qui constituent la grande majorité de la faune; leur extension exprimée à l'échelle du degré carré est donc représentative d'un phénomène biologique. Au contraire, la figuration par le même procédé de la distribution des Culicidae et Glossinidae n'est plus qu'indicative de leur présence, car leurs déplacements sont limités au milieu d'un réseau plus ou moins réduit, plus ou moins clos, d'un certain nombre de microhabitats favorables.

En particulier, quand des zones voisines présentent des conditions climatiques très contrastées, comme entre les savanes d'altitude ou les communautés de montagne d'Afrique orientale et les steppes masai adjacentes,

l'incertitude relative à l'origine des tiques trouvées sur les hôtes vivant sur la lisière de ces zones se trouve dépassée par le fait que le report des données au degré carré rend parfaitement compte alors de la mobilité des hôtes.

En ce qui concerne l'exécution des cartes, il faut indiquer que l'identification de nombreuses localités d'Afrique est malaisée, quand il s'agit de documents fournis par la littérature; un certain nombre d'entre elles n'a pu être déterminé, ni par conséquent figuré. L'ensemble tel qu'il est présenté ne correspond qu'aux localités sûrement identifiées.

Lorsque la systématique des espèces ne prêtait pas à confusion, chacune est représentée par un seul symbole. On s'apercevra que dans le cas des Rhipicephalus, genre qui est actuellement en remaniement du point de vue taxonomique, les exemplaires examinés personnellement d'espèces répondant à des critères nouveaux ont été bien distingués des références citées sous le même nom et interprétées comme différentes, ou citées sous un nom différent et interprétées comme appartenant à l'espèce en question, sur divers arguments.

Bien que la faune des tiques malgaches ou méditerranéennes ne fasse pas partie de ce travail, la distribution des diverses espèces en est figurée, puisque le cadrage des cartes le permettait. Leur ensemble fournit donc des renseignements sur l'ensemble du continent africain et sur les îles voisines. Il est d'ailleurs intéressant de comparer le peuplement de ces deux sous-régions avec celui de l'Afrique éthiopienne; les particularités de distribution de la plupart des genres sont démonstratives, mais l'indication des aires d'extension des Hyalomma d'Afrique méditerranéenne et du Proche-Orient est une nécessité si l'on veut comprendre la répartition des espèces au sud du Sahara.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Les références d'auteurs qui traitent de la distribution des tiques d'Afrique seront citées ici dans leur ensemble; ces références, selon le caractère de la publication, seront classées par Etat, ou par genre.

Il faut mentionner, ce qui ne peut être distingué sur carte, les résultats non encore publiés de l'auteur, correspondant à des récoltes personnelles ou des collections communiquées aux fins de détermination, intéressant surtout l'Afrique occidentale et centrale, mais aussi l'Afrique orientale; il s'agit alors de matériel fourni par des collègues étrangers, ou des exemplaires examinés dans certaines grandes collections françaises : collection L. Neumann (chaire de parasitologie, Ecole vétérinaire de Toulouse), Museum national d'Histoire naturelle de Paris, collection E. Brumpt (Institut de parasitologie, Faculté de Médecine de Paris), Institut Pasteur

de Paris (laboratoire d'entomologie médicale), Office de la Recherche scientifique et technique d'outre-mer (Bondy).

C'est ainsi que la plus grande partie des exemplaires ayant servi aux travaux de L. Neumann ont pu être réexaminés, soit à Toulouse, soit à Paris. D'autre part, il est possible d'affirmer que la quasi-totalité des références d'Afrique occidentale et centrale ont été établies ou contrôlées par l'auteur, qu'il s'agisse de publications personnelles ou de résultats non encore publiés, ou de publications de scientifiques dont le matériel de travail est venu à la connaissance de l'auteur (Neumann, Rousselot, Rageau, Lamontellerie, Aeschlimann).

Dans les références bibliographiques, le chiffre cité après l'année de publication renvoi à la première page de l'article, qui se trouve ainsi clairement désigné; la dernière page est citée quand la première de l'article est aussi celle d'un tome. Dans le cas des ouvrages, le millésime est souligné et le nombre des pages mentionné.

Afrique

T.S. DIAS (1958, 459; 1958, 1-32); DOENITZ (1907 : 1-127); 1910, 275); HOOGSTRAAL (1954, 273); NEUMANN (1897, 324; 1899, 107; 1901, 249; 1904, 444; 1905, 225; 1906, 195; 1907, 88; 1907, 215; 1908, 1-27; 1908, 5; 1908, 352; 1908, 73; 1901, 161; 1911 : 1-169); NUTTALL (1901, 408); NUTTALL & WARBURTON (1908, 392); ROBINSON (1912, 478); G.THEILER (1962 : 1-255); WARBURTON (1953, 558); WARBURTON & NUTTALL (1907, 57).

Algérie

SENEVET (1922, 519); SENEVET & ROSSI (1924, 223); SERGENT, DONATIEN, PARROT & LESTOQUARD (1945 : 1-816); SERGENT & PONCET (1937, 220); COLAS-BELCOUR & JACQUEMIN (1953, 3-4).

Arabie

HOOGSTRAAL & KAISER (1960, 445).

Egypte

FELDMAN-MUHSAM (1960, 57); HOOGSTRAAL & KAISER (1958, 51); KAISER & HOOGSTRAAL (1967, 231, Rhipicephalus simus); HOOGSTRAAL, KAISER, TRAYLOR, GABER & GUINDY (1961, 197); HOOGSTRAAL, KAISER, TRAYLOR, GUINDY & GABER (1963, 235); HOOGSTRAAL, TRAYLOR, GABER, MALAKATIS, GUINDY & HELMY, 1964, 355) (ces trois dernières références sur les tiques d'oiseaux migrants).

Irak

HOOGSTRAAL & KAISER (1958, 1-22).

Iran

ABBASSIAN-LINTZEN (1960, 43; 1961, 546); DELPY (1938, 1-10, Haemaphysalis); MAZLUM (1968, 437, Hyalomma asiaticum).

Libye

FRANCHINI (1927, 555; 1929, 2-7; 1929, 49); HOOGSTRAAL & KAISER (1960, 445); RONDELLI (1926, 45); TONELLI-RONDELLI (1932, 106; 1932, 369; 1935, 239).

Israël

FELDMAN-MUHSAM & SATUREN (1961, 53).

Jordanie

HOOGSTRAAL & KAISER (1960, 445).

Maroc

BLANC & BRUNEAU (1949, 115; 1953, 582; 1954, 453; 1956, 87); BLANC, MARTIN & MAURICE (1946, 438).

Tunisie

COLAS-BELCOUR & RAGEAU (1951, 360).

Turquie

T.S.DIAS (1961, 229); KURTPINAR (1954, 1-113); MIMIOGLU (1954, 20); PARRISH (1961, 91).

Afrique occidentale

MOREL (1958, 153); VILLIERS (1955, 444).

Côte d'Ivoire

AESCHLIMANN (1967, 282); MOREL (1963, 33).

Ghana

MACFIE (1915, 76); MOODY (1922, 1-18); SIMPSON (1914, 1-36; 1918, 193); STEWART (1933, 40).

Guiné-Bissau

TENDEIRO (1946, 397, Rhipicephalus; 1947, 617, Amblyomma; 1948, 639; 1949, 319, Hyalomma; 1951, 39; 1951, 129; 1951, 909, Rhipicephalus; 1951, 681, Amblyomma, Aponomma; 1952, 195; 1952 : 1-340; 1953, 263, îles Bujagos; 1954, 199, îles du Cap-Vert); MEIRA, RUFFIE & SOUSA (1957, 425).

Haute-Volta

LAMONTELLERIE (1966, 597).

Liberia

BEQUAERT (1930, 797).

Mali

LAMONTELLERIE (1960, 751); ROUSSELOT (1946, 148; 1948, 31; 1951, 307; 1953 : 1-135).

Nigeria

PEARSE (1929, 229); SIMPSON (1911, 301; 1912, 137); UNSWORTH (1951, 331).

Sénégal

MOREL (1956, 229; 1961, 83); SIMPSON (1911, 187, Gambie).

Sierra-Leone

SIMPSON (1913, 151).

Afrique centrale

FIASSON (1943, 257); ROUSSELOT (1951, 307; 1953 : 1-135).

Angola

T.S.DIAS (1956, 65; 1956, 68; 1957, 157; 1960, 151); SERRANO (1963, 61, Hyalomma; 1963, 181, Amblyomma); SOUSA DIAS (1950, 127); G.THEILER & ROBINSON (1954, 447).

Cameroun

MOREL & MOUCHET (1958, 69; 1965, 437); RAGEAU (1951, 441); 1953, 1090); ZIEMANN (1905, 111; 1912, 53).

Centre-Afrique

MOREL & FINELLE (1961, 191).

Congo - Rwanda-Burundi

BEQUAERT (1930, 797; 1931, 209); CLIFFORD & ANASTOS (1962, 1-145, Upemba; 1964, 1-40, Garamba); T.S.DIAS (1954, 1-17); ELBL & ANASTOS (1966, 1 : 1-275, Amblyomma; 1966, 2 : 1-205, Ixodes; 1966, 3 : 1-555, Rhipicephalus; 1966, 4 : 1-412, autres genres); ELBL, RAHM & MATHYS (1966, 223); FAIN (1949, 175); NEWSTEAD, DUTTON & TODD (1907, 3); PIERQUIN (1960, 125); PIERQUIN & NIEMEGEREERS (1957, 1177); SCHOENAERS (1951, 117); SCHWETZ (1927, 65; 1927, 73; 1927, 81; 1953, 259); G.THEILER & ROBINSON (1954, 447); VAN VAERENBERG (1954, 447).

Tchad

MOREL & GRABER (1961, 199); MOREL & MAGIMEL (1959, 53).

Afrique orientale

NEUMANN (1907, 215; 1907, 17; 1908, 384; 1912, 4-8; 1913, 25; 1922, 108); WALKER (1960 : 1-24); WILSON (1953, 287).

Ethiopie - Erythrée

FRANCHINI (1927, 555; 1929, 540); GRIMALDI (1934, 504); NEUMANN (1902, 293); ROETTI (1939, 105); STELLA (1938, 135; 1940, 431); TONELLI-RODELLE (1930, 112).

Kenya

ARTHUR (1963, 591); BARNETT & WALKER (1962, Atlas du Kenya : carte de distribution de Rhipicephalus appendiculatus et Amblyomma variegatum); DICK & LEWIS (1947, 295); LEWIS (1931, 1-19; 1931, 151; 1932, 175; 1932, 1-33; 1933, 289; 1934, 1-67; 1939, 261); Mac OWAN (1956, 31; 1961, 6).

Malawi (Nyassaland)

MATTHYSSE (1954, 1-28); WILSON (1946, 118; 1950, 415).

Somali (Somalia, Somaliland, Somalis)

FRANCHINI (1927, 555; 1929, 131); HOOGSTRAAL (1953, 393, Côte des Somalis); NIRO (1935, 602); PAOLI (1916, 759); RONDELLI (1926, 33); TONELLI-RODELLE (1932, 119; 1935, 239); STELLA (1938, 135; 1940, 431).

Sudan

HOOGSTRAAL (1954, 304; 1956 : 1-1100); KARRAR, KAISER & HOOGSTRAAL (1963, 509); KING (1911, 95).

Tanzanie (Tanganyika)

AESCHLIMANN (1961, 351); CORNELL (1936, 19); DAWE (1956, 9; 1957, 11); EVANS (1935, 21); HAMPSHIRE (1958, 63); YEOMAN & WALKER (1967 : 1-215).

Uganda

METTAM (1932, 19); CARMICHAEL (1934, 29); WILSON (1948, 13; 1950, 17; 1953, 297).

Zambie (Northern Rhodesia)

G.THEILER & ROBINSON (1954, 447).

Botswana (Bechuanaland)

T.S.DIAS (1955, 1-10); ZUMPT (1958, 201).

Mozambique

T.S.DIAS (1949, 47; 1952, 1-16; 1954, 27; 1954, 107; 1954, 121, liste des localités et des hôtes; 1960, 213, supplément à cette liste; 1952, 42, Alto Limpopo; 1952, 563, Niassa; 1953, 207, Gaza; 1953, 293, Mossurize; 1950, 113, Govuro; 1952, 87, Govuro; 1947, 77, A.hebraeum; 1947, 95, Aponomma; 1948, 81, Rh.maculatus; 1948, 127, A.tholloni; 1949, 127, Ap.transversale; 1949, 229, A.nuttalli; 1949, 169, Rh.ayrei; 1950, 199, Rh.lunulatus, Rh.tricuspis; 1950, 217, Rh.tendeiroi; 1950, 113, A.variegatum govurensis; 1950, 133, Rh.piresi; 1951, 87, A.faiiai; 1951, 373, Rh.punctatus; 1951, 230, I.pilosus; 1952, 67, I.mossambicensis; 1952, 531, Derm.circumguttatus cunhasilvai; 1952, 549, Rh.simpsoni; 1953, 119, A.variegatum; 1954, 1-9, Hm.muhsami; 1954, 1-7, Hm.zanbeziae; 1954, 3-14, Hm.parmata; 1954, 121, A.poematium; 1955, 2277, A.nuttalli; 1962, 1-5, types d'espèces décrites); G.THEILER (1943, 1-55).

Namibie (South West Africa)

T.S.DIAS (1955, 75); SIGWART (1915, 434); WARBURTON (1921, 91).

Rhodésie (Southern Rhodesia)

LAWRENCE (1959, 176); Mac KINNON (1960, 178).

Union Sud-Africaine (Union of South Africa)

BEDFORD (1926, 705; 1929, 493; 1932, 223); COOLEY (1934, 23); HOWARD (1908, 73); LOUNSBURY (1899, 43; 1900, 19; 1900, 41; 1903, 11; 1904, 428); STAMPA (1959, 159, I.rubicundus); G.THEILER (1948, 217, A.hebraeum; 1949, 255, B.decoloratus; 1949, 269, Rh.appendiculatus; 1950, 7, Rh.capensis; 1950, 33, Rh.evertsi; 1950, 37, I.pilosus, I.rubicundus; 1956, 239, Hyalomma; 1959, 353, tiques d'oiseaux; 1964, 284, biogéographie des tiques); G.THEILER & ROBINSON (1953, 83, Hm.leachi); G.THEILER & SALISBURY (1956, 599, M.wintheri); WALLACE (1950, 1-54, Ste-Hélène).

Madagascar

BUCK (1935, 196; 1948, 3-11); COURDURIER, BUCK & QUESNEL (1952, 602); GRETILLAT (1958, 90); RAYNAUD (1962, 137); RAYNAUD & UILENBERG (1962, 147); ZUMPT (1950, 165); COLAS-BELCOUR & MILLOT (1948, 384, Hm.madagasca-riensis); HOOGSTRAAL (1953, 37, Haemaphysalis; 1966, 801, Hm.madagascariensis; HOOGSTRAAL, KOHLS & TRAPIDO (1965, 997, Hm.eupleres); HOOGSTRAAL, UILENBERG & KLEIN (1966, 1129, Hm.nesomys; 1967, 1103, Hm.anoplos); COLAS-BELCOUR & GRENIER (1942, 54, I.lunatus); ARTHUR (1957, 474, I.lunatus, I.colasbelcouri, I.lemuris); UILENBERG & HOOGSTRAAL (1965, 250, I.domerguei; 1968, 605, I.albignaci; 1969, 93, I.randrianasoloi; 1969, 97, I.nesomys); MOREL (1966, 200, Sc.domergui); RAGEAU (1965, 408, A.chabaudi); UILENBERG (1965, 681, A.chabaudi; 1963, 397, B.microplus).

Mascareignes - Seychelles

CHARMOY (1915, 412, Maurice); MOUTIA & MAMET (1947, 1-113, Maurice); GILLARD (1949, 5, Réunion); DESAI (1952, 8, Seychelles).

Eurasie

GIL COLLADO (1938, 99; 1948, 389; Espagne); SENEVET (1937 : 1-101, France); TENDEIRO (1962 : 1-133, Portugal); STARKOFF (1958 : 1-385, Italie); PANTAZIS (1947, 69, Grèce); SCHULZE (1927, 109, Europe); ENIGK (1947, 75, Europe); ARTHUR (1963 : 1-213, Grande-Bretagne); OSWALD (1938, 54; 1939, 271, Yougoslavie); MIKAČIC (1949, 14, Yougoslavie); BABOS (1964 : 1-410, Hongrie); FEIDER (1965 : 1-404, Roumanie); ROSICKY, ČERNÝ & LULI (1960, 159, Albanie); DRENSKI (1955, 109, Bulgarie); POMERANCEV (1934, 63; 1946, 1-28; 1950 : 1-224; Union Soviétique); POMERANCEV & MATIKASHVILI (1940, 100, Caucase); ANASTOS (1957, 1-397, Union Soviétique; 1950 : 1-144, Indonésie).

Divers

SCHULZE (1939, 1-3, Madère); T.S.DIAS (1953, 261, Madère); MOREL (1966, 307, Antilles, A.variegatum).

Ixodidae sensu stricto

ARTHUR (1953, 239, I.theileri; 1955, 128, I.hoogstraali; 1956, 180, Eschatocephalus; 1957, 547, I.moreli; 1957, 544, I.schillingsi, I.rageau; 1957, 578, I.kaiseri, I.festai; 1958, 38, diverses espèces éthiopiennes; 1958, 206, Ixodes d'Israël; 1959, 137, groupe d'I.nairobiensis et I.elongatus; 1956, 295, Ixodes du Congo; 1961, 97, Ixodes du Congo; 1962, 207, I.heinrichi); ARTHUR & BURROW (1957, 493, groupe d'I.rasus); ARTHUR & CLIFFORD (1961, 272, I.bakeri); CLIFFORD & HOOGSTRAAL (1966, 372, I.transvaalensis); CLIFFORD, KOHLS & HOOGSTRAAL (1968, 513, I.walker);

KOHL & CLIFFORD (1968, 281, I.paradoxus); NEUMANN (1909, 125, I.cavipalpus; 1916, 517, I.vespertilionis); NUTTALL (1913, 195; 1916, 294); NUTTALL & WARBURTON (1911 : 105-348); SCHULZE (1936, 1-40; 1937, 351; 1943, 121, I.rasus; I.vanidicus); G.THEILER (1941, 51, I.alluaudi); MOREL (1965, 215, I.brumpti; 1965, 274, I.djaronensis; 1966, 208, Afrixodes); MOREL, SENEVET & RODHAIN (1969, 132, larves d'Ixodes); SONENSHINE, KOHL & CLIFFORD (1969, 193, I.crenulatus).

Amblyomma

T.S.DIAS (1957, 1-17, A.magnum, A.compressum); DOENITZ (1909, 440) NEUMANN (1909, 2-6, A.personatum); ROBINSON (1926 : 1-302); TENDEIRO (1957, 39; 1959, 407; 1963, 223); G.THEILER (1943, 85, A.sylvaticum); G.THEILER & SALISBURY (1959, 47, groupe d'A.nuttalli).

Aponomma

T.S.DIAS (1955, 1-18; 1955, 1-10, Ap.rondelliae; 1958, 111, Ap.ochraceum); TENDEIRO (1950, 135; 1956, 319; 1958, 269); G.THEILER (1945, 165; 1945, 179).

Boophilus - Margaropus

AESCHLIMANN & MOREL (1965, 162); ARTHUR (1960 : 1-252); MINNING (1934, 1-43; 1935, 719; 1936, 365).

Dermacentor - Amblyocentor - Cosmiomma

ARTHUR (1960 : 1-252); SCHULZE (1933, 416); SENEVET, COLAS-BELCOUR & GIL COLLADO (1933, 29).

Haemaphysalis

FELDMAN-MUHSAM (1951, 96); HOOGSTRAAL (1955, 221, Hm.erinacei; 1955, 361, Hm.houyi, Hm.calcarata; 1956, 156, Hm.bequaerti, Hm.orientalis, Hm.cooleyi; 1958, 548, Hm.leachi; 1963, 830, Hm.silacea; 1964, 786, Hm.spinulosa; 1965, 760, phylogénie); HOOGSTRAAL & TRAPIDO (1966, 1172, Hm.leachi de Birmanie); MOREL (1963, 915, Hm.sulcata; 1965, 281, Hm.tauffliebi); NUTTALL & WARBURTON (1915 : 349-550); G.THEILER (1945, 191, Hm.parmata, Hm.aciculifer, Hm.silacea); WARBURTON (1913, 121).

Hyalomma

ADLER & FELDMAN-MUHSAM (1946, 91; 1948, 95); DELPY (1937, 419, H.schulzei; 1937, 481, H.dromedarii; 1946, 267; 1949, 97; 1949, 464); FELDMAN-MUHSAM (1947, 111; 1948, 138; 1949, 305; 1951, 63; 1964, 150, types de Koch; 1957, 46, Hyalomma; 1962, 211, H.anatolicum); HOOGSTRAAL & KAISER (1958, 7, H.franchinii; 1958, 12, H.marginatum; 1958, 17, H.impeltatum; 1958, 397, H.franchinii; 1959, 243, H.excavatum); HOOGSTRAAL, KAISER, ORMSBEE, OSBORN, HELMY & GABER (1967, 391, H.rhipicephaloides); HOOGSTRAAL, KAISER & PEDERSEN (1969, 415, H.punt); KAISER & HOOGSTRAAL (1963, 130, Hyalomma d'Afghanistan; 1964, 257, Hyalomma des Indes; 1968, 1228, H.erythraeum); KRATZ (1940, 510-562); SCHULZE (1919, 189; 1930, 22); SCHULZE & SCHLOTTKE (1930, 32); SENEVET (1922, 394; 1928, 35); TENDEIRO (1956, 319).

Rhipicentor

NEUMANN (1908, 170); G.THEILER (1961, 297).

Rhipicephalus

COLAS-BELCOUR (1932, 430, Rh.fulvus); CUNLIFFE (1913, 204, Rh.pulchellus; 1914, 372, Rh.sanguineus); T.S.DIAS (1952, 3-13, Rh.simus; 1953, 1-15, Rh.pseudolongus; 1955, 103, Rh.senegalensis; 1959, 1-6, Rh.scalpturatus); FELDMAN-MUHSAM (1952, 187, Rh.secundus; 1953, 670; 1956, 43; 1946, 187; 1956, 300, gonopores de plusieurs espèces; 1960, 101, Rh.gertrudae); LEESON (1951, 123, Rh.sanguineus); LEWIS (1933, 269, Rh.ayrei); MOREL (1957, 696, Rh.boueti; 1965, 581, Rhipicephalus de savanes; 1965, 615, Rh.moucheti; 1965, 637, Rh.cliffordi, Rh.compositus, Rh.longus); MOREL & VASSILIADES (1963, 343, groupe de Rh.sanguineus; 1965, 619, Rh.muhsamae, Rh.simus, Rh.senegalensis); NEUMANN (1907, 115, Rh.duttoni, Rh.longus; 1908, 352, Rh.sulcatus; 1910, 11, Rh.deltoides; 1913, 147, Rh.fulvus); POMERANCEV (1936, 5-32, sous-genres); SALISBURY (1959, 125, Rh.muehlensi); TENDEIRO (1959, 21); G.THEILER (1947, 253); G.THEILER & ROBINSON (1953, 93); VASSILIADES (1964, 71, Rh.senegalensis); WALKER (1955, 95, Rh.pulchellus; 1956, 243, Rh.pravus; 1957, 145, Rh.humeralis; 1961, 232, groupes d'espèces; 1966, 1-12, Rh.carnivoralis; 1966, 457, Rh.reichenowi); WALKER & WILEY (1959, 448, Rh.camelopardalis); WARBURTON (1912, 1-20); WILSON (1954, 277, Rh.hurti); ZUMPT (1939, 400, Rh.sanguineus; 1940, 669; 1942, 433, Rh.pulchellus; 1942, 444, Rh.bursa; 1942, 479, Rh.capensis; 1942, 538, Rh.appendiculatus; 1943, 1-24, Rh.simus; 1943, 102, Rh.aurantiacus; 1950, 57).

P R E F E R E N C E S D ' H O T E

Il n'a pas été possible, dans l'optique de ce travail, de citer tous les hôtes connus pour chaque espèce de tique, pas plus que cela n'avait été possible en ce qui concerne les localités de récoltes. Or les données à ce sujet sont très nombreuses; une liste détaillée des hôtes existe dans THEILER (1962 : 1-255). De toute façon, l'analyse des rapports des diverses tiques avec leurs hôtes nécessiterait une mise au point presque aussi étendue que les considérations sur leur distribution.

Il n'a donc été mentionné ici des préférences d'hôtes que ce qui servait le sujet et éclairait certains aspects de l'écologie. Il est d'ailleurs difficile, et artificiel, de faire le départ entre ce qui représente les données de l'écologie propre de la tique et ce qui dépend des hôtes, surtout quand il s'agit de tiques spécifiques.

Dans le cas de ces dernières, l'hôte ou les hôtes ont été exactement cités, parfois au niveau de la sous-espèce. Les similitudes ou les différences de distribution entre hôtes et parasites indiquent justement que dans ces types de rapports étroits, la part du microclimat est toujours prépondérante dans les facteurs de survie et de distribution de la tique. Ces rapports sont commentés en fonction de chaque hôte dans un chapitre annexe, après les généralités sur la biogéographie.

Lorsque les hôtes d'une espèce d'Ixodoidea sont nombreux, il est nécessaire de généraliser ces rapports au niveau de la famille, de la superfamille ou de l'ordre; ceci renseigne plus rapidement et davantage sur les exigences de microhabitat qu'une liste complète. Quelle que soit la nature de ces préférences trophiques, il n'en a été dit que ce qui éclaire le problème de la distribution.

Les préférences trophiques d'une tique, à un stade donné, vis-à-vis des divers hôtes possibles dans la nature, sont de plusieurs types; suivant l'indifférence de la nature spécifique de l'hôte, ou au contraire les relations très étroites que montre la tique envers un hôte défini, le parasitisme présente plusieurs modalités, depuis l'ubiquité jusqu'à la spécificité stricte. Ces divers aspects sont définis dans les paragraphes suivants.

Il n'est pas possible de commenter les divers types de préférences trophiques sans parler des tactismes simultanés ou successifs qui portent les tiques vers divers niveaux de la biosphère : abri sous terre, surface du sol, tapis herbacé. Ecologie et préférence d'hôte sont intriquées au point qu'il est difficile de définir la part qui revient à chacune. Etant donné que la plus grande partie de la vie de la tique, toutes les

phases libres, se passent dans la nature, il faut s'attendre à ce que les facteurs écologiques soient prédominants. D'ailleurs, dans le cas des tiques étroitement spécifiques d'un mammifère, il est habituel de remarquer que si l'une d'elles accompagne son hôte sur toute son aire d'extension, les autres sont restreintes à une partie de cette aire, et que leur distribution est alors en rapport avec des facteurs climatiques ou physiogéographiques particuliers; c'est le cas des parasites de l'éléphant, du rhinocéros, de l'aulacode.

Ubiquité

L'ubiquité parasitaire est la possibilité théorique pour une espèce exophile, à un stade donné, d'infester les vertébrés terrestres fréquentant la même biotope qu'elle sans manifester aucune sélectivité. Les vertébrés numériquement prédominants assurent l'évolution de la plus grande partie de la population de la tique; ces relations traduisent la mise en jeu des fréquences respectives de la tique et du vertébré.

L'absence du tropisme d'hôtes est caractéristique. En fait, si le parasite ne manifeste pas de refus, il montre une préférence envers certains ordres ou certaines classes de vertébrés, indépendamment de leur importance numérique; il n'y a jamais égalité du choix entre les diverses catégories d'hôtes, pour une espèce de tiques et dans des conditions locales déterminées; l'orientation de ce choix peut s'exprimer en pourcentage; le rôle des autres vertébrés, qui peuvent devenir des hôtes éventuels, est alors secondaire.

L'absence des hôtes principaux n'interrompra cependant jamais le cycle de ces tiques ubiquistes, qui pourront utiliser tous les vertébrés disponibles; la population parasite subsistera sur place, même si le pourcentage des aboutissements cycliques est moindre; le retour des hôtes préférentiels ramènera la population réduite à son équilibre numérique normal.

L'ubiquité parasitaire n'est observée que chez les stades préimaginaux de certains types évolutifs, chez les Ixodes sensu stricto, Haemaphysalis, Amblyomma. Leurs adultes se gorgent sur grands mammifères ongulés ou carnivores; le départ de ces derniers n'empêchera pas l'existence des larves et des nymphes, mais interrompra le cycle, dans la mesure où ces adultes sont dans l'impossibilité de parasiter des vertébrés d'un autre type.

L'ubiquité peut se manifester dans des conditions microclimatiques différentes; celle des préimagos d'Amblyomma variegatum sera exophile, celle des larves et des nymphes de divers Ixodes sensu stricto et Haemaphysalis sera endophile ou cryptophile en végétation ouverte, exophile sous couvert arboré (sylvo-exophile).

Il est remarquable que ces immatures appartiennent justement aux genres les plus primitifs d'Amblyomidae ou aux Ixodidae, et que cette ubiquité parasitaire reflète un état ancien indifférencié dans les préférences trophiques. En fait, à la fin du Secondaire, les vertébrés terrestres disponibles étaient peu nombreux. Les descendants des premiers Amblyomma parasites de tortues ont dû s'associer avec des groupes de reptiles terrestres plus récents, puis avec les premiers mammifères. Les Ixodidae sensu stricto primitifs ont dû s'associer également à des reptiles, des monotrèmes (témoin actuel : Coxixodes ornithorhynchi), des marsupiaux (genres Exopalpiger, Endopalpiger, Sternalixodes); l'apparition des Ixodes sensu stricto semble contemporaine de celle des insectivores, qui peuvent donc représenter les hôtes originels de ce genre dans les conditions tropico-équatoriales (plusieurs Ixodes (Afrixodes) sont encore associés étroitement aux insectivores). Ultérieurement, les espèces ont parasité de la même manière, dans tout leur cycle, les rongeurs qui ont des tailles analogues et dont les habitats sont en partie communs. Mais d'autres espèces ont évolué et se sont adaptées aux carnivores et aux ongulés, au stade adulte ou à tous les stades, tandis que les possibilités de parasitisme sur les petits vertébrés de la litière forestière ou des terriers demeurent conformes aux tendances anciennes. Le cas des Haemaphysalis est comparable, dans les formations denses ou forestières; il s'agit aussi de parasites qui ont évolué à la fin du Secondaire et au début du Tertiaire.

Sélectivité

La sélectivité parasitaire correspond à l'orientation du choix d'une tique, à un stade ou à tous les stades, vers certains groupes naturels de vertébrés, au niveau de l'ordre ou de la classe, en rapport avec les habitats respectifs plutôt qu'avec le format des hôtes; vis-à-vis de ces derniers, il existe cependant des facteurs qui déterminent l'acceptation finale ou le refus, et qui mettent en jeu le thermotactisme et le chimiotactisme de la tique; parmi les vertébrés disponibles dans un microhabitat donné, la tique pourra préciser son choix en fonction de la température cutanée de l'hôte et de son odeur, dans les conditions les plus favorables à un repas.

Chez les mammifères, les relations de sélectivité se définissent nettement envers les insectivores, chiroptères ou rongeurs, ou envers les ongulés. Les primates, les carnivores et les léporides ont une fonction moins caractérisée; suivant les espèces de tiques ou pour une même espèce, au cours des phases du cycle, ils peuvent être considérés simultanément ou successivement comme de petits ou de grands mammifères. Les primates et les carnivores se comportent comme des petits mammifères vis-à-vis des Amblyomma, comme intermédiaires envers les Ixodes et les Haemaphysalis (parasitisme par tous les stades), comme des grands mammifères pour Hyalomma et Rhipicephalus. La situation des léporides est plus complexe en ce qui concerne ces derniers genres; pour certaines espèces, ils sont seulement hôtes des stades préimaginaux (H. marginatum, groupe de Rh. simus); pour d'autres, seule-

ment des adultes (groupe de Rh.sanguineus); pour d'autres, de tous les stades (groupe de Rh.pravus). Le fait doit certainement être mis en rapport avec leur taille et leur comportement, qui leur permettent d'évoluer dans des microhabitats très différents, qui correspondent aux microhabitats typiques des rongeurs et insectivores d'une part, des grands ongulés d'autre part. Ils pourront recueillir les tiques exophiles dans les formations ouvertes, les tiques endophiles dans les terriers qu'ils approcheront, qu'ils fouilleront, ou dans les fourrés voisins.

Chez les oiseaux et les reptiles, la sélectivité est orientée vers la classe dans son ensemble. Des relations plus habituelles peuvent apparaître envers certains ordres, en raison d'un comportement particulier qui les associe plus fréquemment aux tiques (oiseaux côtiers, oiseaux de terriers, oiseaux des frondaisons, oiseaux nichant au sol ou près du sol, etc.). Dans certains cas, les hauts pourcentages d'infestation pourraient faire croire à une certaine spécificité; il s'agit le plus souvent de conditions locales particulières; ailleurs la même tique infestera plus fréquemment d'autres reptiles ou d'autres oiseaux. Cette sélectivité est donc d'ordre écologique.

Dans un habitat, dans un microhabitat précis, les tiques sont potentiellement parasites de toutes les espèces de vertébrés qui le fréquentent; l'association des mammifères à ces biotopes est du même ordre que celle des tiques et rend compte de la sélectivité de ces dernières par rapport aux mammifères qui y vivent. Les tiques du bétail ne sont donc pas caractéristiques des herbivores domestiques, mais des zones biogéographiques où se trouve ce bétail, et des types de végétation qu'il y fréquente; il en va de même pour les ongulés et carnivores sauvages de ces zones. Il faut se rendre compte que les animaux domestiques ne représentent que des hôtes secondaires, occasionnels, artificiels, et qui ne sont absolument pas représentatifs des tiques qui les parasitent habituellement, même si l'abondance du bétail en une région donnée, sa permanence et la régularité de ses déplacements, favorisent la multiplication des tiques ordinairement peu nombreuses, mais qui trouvent là des facteurs favorables à leur pullulation; même si la disparition de la faune sauvage fait intervenir uniquement le bétail dans les cycles des parasites, il s'agit d'un phénomène secondaire.

Les modalités de la sélectivité parasitaire dépendent directement de l'endophilie ou de l'exophilie des tiques.

Chez une espèce, la sélectivité peut varier ou non au cours du cycle; ces possibilités entraîneront les manifestations du monotropisme, du ditropisme ou du télotropisme (se reporter à ces définitions). La spécificité représente un cas extrême de la sélectivité.

Pour les espèces sélectives, l'absence du groupe d'hôtes ordinairement recherché dans le microhabitat normal peut provoquer la disparition de la population si tous les stades présentent la même préférence trophique, à moins que se produise une adaptation du cycle évolutif aux conditions nouvelles.

Certaines espèces du groupe d'Haemaphysalis leachi présentent une situation intermédiaire entre la sténoxénie et une sélectivité restreinte, par exemple en ce qui touche les rapports d'Hm.spinulosa et les carnivores Viverridae; le nombre des hôtes possibles est tel que ces relations n'entrent pas dans le cadre de la sténoxénie, ni de la sélectivité. Il en est de même pour les parasites des chauves-souris; dans ce cas, l'association écologique est la plus stricte. Il semble cependant plus satisfaisant de désigner ces espèces comme sélectives des Viverridae ou des Chiroptères.

Spécificité parasitaire

La spécificité définit l'exclusivité des rapports entre tous les stades d'une espèce de tiques et un hôte ou un groupe d'hôtes précis; il peut s'agir de sous-espèces, d'espèces ou de genres voisins. Le parasitisme par des tiques doit être envisagé en premier lieu en fonction du microhabitat, et leur spécificité se comprend envers un biotope aussi spécialisé que ces hôtes eux-mêmes. Ce fait permet d'interpréter toute exception occasionnelle à la forme habituellement spécifique des rapports tiques-hôtes quand il s'agit par exemple de la pénétration dans le biotope d'un vertébré qui lui est étranger, et qui en recueille les tiques.

Plus le microhabitat sera caractérisé et conditionné, plus le nombre des espèces qui y vivent, parasites ou hôtes, se réduira, jusqu'à ce qu'un gîte précis, conséquence du choix ou de l'activité d'un vertébré donné ne soit plus convenable qu'à une ou quelques espèces de parasites. La spécificité parasitaire devient donc l'aboutissement de deux adaptations écologiques parallèles et d'une cohabitation évolutive. A l'origine, il s'agissait peut-être simplement de sélectivité.

On peut supposer que des tiques, issues d'une espèce de grande diffusion et qui se sont trouvées associées à un hôte dont l'habitat s'est différencié de celui des vertébrés de la même zone, localisé par rapport à l'ensemble du pays, ont évolué elles-mêmes à part du fait des circonstances, et se sont adaptées si pleinement à l'habitat particulier de leur hôte qu'il n'y a plus que dans ce microclimat précis qu'elles trouvent les conditions écologiques nécessaires à leur survie. Ceci pourrait concerner les espèces localisées, parasites de grands mammifères liés aux végétations riveraines hydrophiles (éléphant, rhinocéros, buffles), et encore mieux aux espèces endophiles de terriers.

Lorsque les tiques spécifiques sont exophiles, leur habitat, quelle que soit son étendue, peut cependant être considéré comme isolé, du fait des particularités d'une formation végétale ou du terrain (sols inondés, marécageux, formations riveraines, insulaires), et dans laquelle un grand mammifère, éléphant, buffle ou rhinocéros, a ses lieux de repos ou de parcours.

Les rapports de spécificité d'une tique s'établissent d'abord au niveau du microhabitat particulier de l'hôte; puis avec l'hôte, selon une ancienneté d'évolution concomitante entre l'hôte et son parasite; les deux facteurs sont nécessaires.

En ce qui concerne les microhabitats protégés, la spécificité dépend des matériaux et de la structure de l'abri (dimensions, localisation profonde dans le sol, près de la surface, en bas de pente, à flanc de coteau, dans les éboulis, dans des cavités de roche ou de troncs d'arbres, etc.); ceci est en relation directe avec la taille des hôtes; dans les groupes de mammifères ou d'oiseaux de tailles analogues, il y a plutôt spécialisation écologique (parasitisme envers les insectivores Soricidae, les rongeurs Myomorphes, les Passériformes); si l'hôte est de taille particulière, ceci retentira sur la structure du terrier et déterminera d'autres conditions microclimatiques; ainsi les terriers des écureuils terrestres (Xerus erythropus), de l'aulacode, des rongeurs Rhizomyidae.

Dans les microhabitats plus vastes, non protégés mais localisés comme les végétations riveraines de vallée ou de bas-fonds, la spécificité est liée au comportement des hôtes, éléphant, rhinocéros ou buffles; quand des tiques normalement associées à l'un de ces ongulés est rencontrée ailleurs que sur son hôte typique, c'est habituellement sur l'une des autres espèces citées, du fait qu'ils fréquentent les mêmes parages et que les analogies de leurs comportements leur permettent l'échange de leurs parasites relativement souvent.

Le second facteur d'adaptation spécifique des tiques réside dans l'ancienneté paléontologique de leurs hôtes ou du groupe dont ils sont les derniers représentants; dans un microhabitat particulier, ouvert ou fermé, localisé ou protégé, le vertébré qui aménage ce gîte ou le fréquente d'une façon exclusive ou privilégiée aura permis cette évolution spécifique en fonction de son ancienneté (aulacode, damans, éléphant, rhinocéros); les rongeurs Myomorphes et les ruminants, relativement récents, n'ont que des tiques sélectives (sauf les buffles à habitat distinct de celui des autres ongulés de savanes).

Les conséquences de l'association parasitaire spécifique dans la distribution de certaines tiques sont commentées en fonction de l'aire d'extension des hôtes dans un chapitre ultérieur, après les considérations sur la distribution des tiques seulement sélectives au niveau des ordres des vertébrés.

La spécificité présente deux modalités : la monoxénie et la sténoxénie; autrement, il ne s'agit que de sélectivité plus ou moins large.

a) monoxénie - unispécificité

Il s'agit de la spécificité parasitaire absolue d'une tique à tous les stades envers une espèce donnée de vertébrés; l'analogie écologique est toujours très poussée dans ce cas. La monoxénie proprement dite est relativement peu fréquente chez les tiques. Suivant les cas, la distribution de l'hôte et du parasite peut coïncider, comme chez Haemaphysalis calcarata (et Xerus rutilus), Haemaphysalis houyi (et Xerus erythropus); d'autres fois, il peut y avoir dissociation entre les distributions, ainsi, entre Amblyomma tholloni et l'éléphant. Dans certains cas, le parallélisme de distribution existe entre une tique et une sous-espèce de l'hôte, par exemple, entre Amblyomma splendidum et Syncerus caffer nanus, A.cohaerens et S.caffer aequinoctialis, A.eburneum et S.c.caffer.

Chez les tiques spécifiques endophiles, le degré de différenciation des hôtes, par rapport à celui de leurs parasites, indique les époques relatives d'évolution des uns et des autres. La spécificité monoxène est l'indice d'une évolution concomitante à partir de la même époque géologique (Haemaphysalis houyi et Xerus erythropus, Hm.calcarata et X.rutilus). La distribution des diverses Haemaphysalis de damans correspondent à des secteurs d'Afrique orientale et australe, chacune étant associée à plusieurs espèces ou sous-espèces définies de damans; ceux-ci sont donc plus différenciés, donc plus anciens que l'association avec les Haemaphysalis; par ailleurs, les Ixodes de damans semblent plus localisés et plus spécifiques que les Haemaphysalis; ils seraient donc plus anciens qu'elles sur les damans; Rhipicephalus distinctus, qui recouvre les aires de distribution des Haemaphysalis de damans, est plus récent qu'elles.

Ce raisonnement n'est pas applicable dans le cas des tiques exophiles non spécifiques, car les déplacements de leurs nombreux hôtes leur assurent une vaste communauté de reproduction.

b) sténoxénie - plurispécificité

Les tiques sténoxènes présentent à tous les stades des relations parasitaires limitées aux espèces d'un même genre de vertébrés ou à des genres voisins; l'expression peut encore être utilisée par extension, lorsque les hôtes habituels appartiennent à une même famille ou une même superfamille, lorsque le groupe zoologique est homogène et réduit, ou encore lorsqu'ils occupent la même niche écologique, comme dans le cas des damans, des pangolins, des varans, des tortues. Dans les autres cas, il ne s'agit plus que de sélectivité plus ou moins restreinte, concernant davantage le biotope commun à tous les hôtes, plutôt que les affinités systématiques existant entre ces divers hôtes.

Monotropisme

La tique monotrope manifeste à tous les stades, qu'elle soit di- ou triphasique, la même sélectivité dans le choix de ses hôtes. La spécificité en est l'aboutissement. Les exemples de ce mode préférentiel se rencontrent chez les espèces endophiles d'Ixodes sensu stricto et Haemaphysalis, chez le genre Pholeoixodes, ainsi que chez des espèces totalement exophiles comme Hyalomma d. detritum, Rhipicephalus evertsi et Rh. appendiculatus.

Les tiques monophasiques sont évidemment monotropes : type évolutif des Boophilus.

Chez les tiques di- ou triphasiques, les avantages du ditropisme ou du monotropisme exophile ne se définissent que par l'adaptation aux conditions microclimatiques. Les tiques monotropes monophasiques représentent évidemment le mode évolutif le moins exposé au hasard; ce sont elles qui trouvent le plus facilement, dans les situations artificielles de l'élevage des animaux domestiques, des conditions de pullulation locale.

Le monotropisme n'a pu se manifester complètement envers les ongulés sans adaptation à un cycle parasitaire di- ou monophasique que dans des zones à hygro-métrie élevée au niveau de la surface du tapis herbacé; ces conditions ne se trouvent réalisées que dans les savanes d'altitude équatoriales ou intertropicales d'Afrique, chez les Rhipicephalus du groupe de Rh. appendiculatus.

Dans des conditions artificielles, le monotropisme s'est établi chez des espèces normalement ditropes triphasiques. C'est ainsi qu'à côté des populations sauvages dont l'aire de distribution est bien précisée (parasitisme primaire) existent des souches domestiques de Rhipicephalus sanguineus adaptées au chien et des souches de Hyalomma excavatum adaptées aux bovins dans les oasis riveraines des fleuves désertiques (Nil, Euphrate, Amu Darhja, etc.) (parasitisme secondaire).

A partir de souches uniquement domestiques du Rhipicephalus sanguineus canin peut se manifester un parasitisme tertiaire sur ongulés domestiques en contact avec le chien, ou sur animaux sauvages de petite taille vivant à proximité de l'homme (rats, hérissons, petits carnivores, etc.); ce parasitisme simule des infestations naturelles, mais n'est en fait qu'une conséquence de l'adaptation domestique de Rh. sanguineus.

De même les Boophilus annulatus et B. microplus importés dans les deux Amériques sont fondamentalement associés au bétail qui a été l'occasion de leur introduction; or ils se retrouvent, sous forme donc de parasitisme tertiaire, dérivé des infestations des bovins domestiques, sur les Cervidae qui circulent dans les pâturages.

Dans les steppes et savanes sèches riches en ongulés, le monotropisme exophile n'a été possible qu'à la faveur de la réduction du nombre

des recherches d'hôtes; ceci a abouti au cycle diphasique de Rhipicephalus bursa, Rh.evertsi et de Hyalomma d.detritum.

Le monotropisme s'est réalisé d'autre part dans l'endophilie et les espèces ont pu devenir étroitement sélectives (Rhipicephalus, Haemaphysalis, Ixodes parasites de rongeurs Myomorphes) ou spécifiques (Rhipicephalus, Haemaphysalis, Ixodes spécifiques du lapin de garenne, des damans, de l'aulacode, des rongeurs Bathyergidae, Rhizomyidae, des insectivores Chrysochloridae).

Ditropisme

Ce terme exprime l'alternance, au cours des stades successifs d'une tique di- ou triphasique, de sélectivités différentes selon les phases parasitaires; les tiques de ce type infestent tout d'abord divers petits mammifères, oiseaux ou reptiles, aux stades préimaginaux endophiles, puis se tournent vers les grands mammifères aux stades d'adultes exophiles; dans ce cas, c'est Dermacentor reticulatus qui est représentatif du ditropisme.

Chez d'autres espèces, les préimagos seront exophiles comme les adultes, mais les sélectivités sont différentes; Hyalomma marginatum est un bon exemple de ce type évolutif.

Le ditropisme n'est observé que chez certains genres récemment évolués des Amblyommidae, notamment Dermacentor, Rhipicephalus et Hyalomma. Du point de vue des hasards de rencontre des hôtes, le type ditrope exige la présence sur l'aire biologique des tiques de plusieurs catégories d'hôtes disponibles; mais son avantage réside dans les préférences trophiques des stades préimaginaux envers des hôtes plus nombreux que les ongulés (oiseaux, lièvres) ou vivant dans des biotopes protégés (rongeurs Myomorphes, insectivores).

Le fait que cette alternance dans les préférences d'hôte se manifeste envers les rongeurs Myomorphes, puis envers les ongulés chez la plupart des espèces ditropes, amène à mettre en parallèle l'évolution des mammifères et des genres Dermacentor, Rhipicephalus, Hyalomma, dont la morphologie indique qu'ils sont les plus récents des Amblyommidae. On sait qu'il en est de même en ce qui concerne les Myomorphes et les ongulés chez les mammifères. C'est la conjonction dans l'apparition des ruminants et des murins qui a rendu possible l'évolution des particularités biologiques caractéristiques des Amblyommidae du Tertiaire Néogène. La concomitance dans l'évolution des mammifères et des tiques néogènes ne peut être l'effet du hasard : la différenciation biologique et morphologique des Dermacentor, Rhipicephalus et Hyalomma est liée à celle des ordres et sous-ordres nouveaux de mammifères. Il s'agit là d'une reprise évolutive du tronc des

Amblyomidae à l'apparition d'hôtes disponibles nouveaux. Les marsupiaux et insectivores avaient déjà déterminé une première évolution des Ixodes sensu stricto et des Haemaphysalis à partir de ceux qui infestaient les reptiles.

Alors que les Amblyomma et les Haemaphysalis avaient évolué dans des climats de type équatorial, les Hyalomma et les Rhipicephalus devaient se différencier dans des zones ouvertes exposées à la chaleur et à la sécheresse (Dermacentor dans des zones à hivers froids). Les terriers des rongeurs Myomorphes ont ainsi fourni gîtes et hôtes aux immatures des genres néogènes, tandis que les adultes étaient plus aptes à résister sur le sol ou sur la végétation, à l'affût ou en quête d'un ongulé.

C'est ainsi que le ditropisme dans la sélectivité des hôtes a permis l'adaptation de la plupart des espèces à des climats non équatoriaux. Le monotropisme n'est observé que sur un petit nombre d'espèces seulement.

Télotropisme

Les tiques télotropes triphasiques manifestent successivement, au cours de leur évolution, tout d'abord de l'ubiquité parasitaire chez les larves et les nymphes, avec préférence plus ou moins indiquées selon les vertébrés disponibles dans leur habitat, puis de la sélectivité chez les adultes, habituellement envers les ongulés et les carnivores. Seuls les adultes présentent donc une préférence trophique caractérisée; l'ensemble du cycle n'est ainsi défini que dans le dernier temps des rapports parasitaires.

Les espèces qui correspondent à cette définition cyclique appartiennent aux genres Ixodes et Haemaphysalis (espèces cryptophiles ou sylvo-exophiles) ou au genre Amblyomma (espèces exophiles). La possibilité d'effectuer les repas sur un grand nombre d'hôtes possibles présente un avantage du point de vue de l'achèvement des cycles; ces relations multiples sont aussi le fait de genres primitifs (cet aspect de la question a déjà été abordé à propos de l'ubiquité). Ce type cyclique ne se rencontre pas chez les genres récents néogènes, aux espèces en majorité ditropes.

FACTEURS INTRINSEQUES DU CYCLE EVOLUTIF

Les éléments impliqués au cours du déroulement du cycle d'une tique, principalement quant au nombre des phases parasites, aux modalités de l'hématophagie et de l'accouplement, relèvent de facteurs internes, proprement génétiques, de l'espèce en cause, et considérés comme intrinsèques.

Bien que les Argasidae ne fassent pas partie du sujet, quelques particularités en sont citées, à titre comparatif avec les Ixodida.

Les différences qui existent de ce point de vue entre les divers groupes d'Ixodoidea ou Argasoidea sont en rapport avec les phénomènes de nutrition directement, c'est-à-dire avec les phases parasitaires proprement dites; le nombre de ces phases peut correspondre ou non avec celui des repas; le nombre des repas peut être fixe, chez les Ixodoidea, ou variables chez les Argasidae; plusieurs repas successifs peuvent avoir lieu au cours de la même phase parasite; les combinaisons de toutes ces possibilités sont exprimées par les termes de poly-, tri-, di- et monophasique.

Dans certains cas, un stade ne se gorge pas; il peut s'agir des larves ou des nymphes de certaines espèces, ou même des adultes chez les Argasoidea. Chez les Ixodoidea, le phénomène est normal chez les mâles d'Ixodidae sensu stricto; leur comportement est modifié en conséquence, diffère de celui des mâles d'Amblyommidae et se rapproche de celui des mâles d'Argasidae. Ces particularités ne modifient d'ailleurs pas le déroulement général du cycle; il s'agit seulement de caractéristiques supplémentaires exprimées par les termes suivants :

- type argasidien : l'accouplement suit ou non un repas et a lieu ordinairement au sol;

- type ixodidien : le mâle ne prend pas de repas de sang, et ne se fixe pas; l'accouplement a lieu sur l'hôte (mode perprandial), ou à terre, avant ou après le repas de la femelle (mode pré- ou postprandial);

- type amblyommidien : le mâle se fixe, effectue un repas de sang réduit et s'accouple sur l'hôte, au cours du repas de la femelle (mode perprandial).

Le nombre des phases libres dépend évidemment de celui des phases parasites; c'est pourquoi il n'est pas nécessaire d'en tenir compte pour définir les types cycliques. Pendant cette période, la tique subit les conséquences de son repas et présente diverses possibilités d'organogénèse, pupaisons, mues, ovogénèse, ponte; l'embryogénèse de l'oeuf fait évidemment

partie des phases libres. Lorsque la tique a atteint un stade suivant, ou que l'oeuf a éclos, commence alors la période préparatoire à la phase parasitaire, qui correspond soit à une maturation et un durcissement de l'ensemble de l'organisme, soit à une survie passée, qui dure plus ou moins longtemps en fonction des conditions.

Cycle triphasique

Dans un cycle triphasique, les trois stades d'une tique Ixodidae ou Amblyomidae, évoluent sur trois hôtes individuellement différents, qu'ils soient ou non de la même espèce, chaque stade recherchent pour son compte un vertébré, et s'en détachant à la fin du repas. Au total, la recherche des hôtes a lieu par trois fois; les pupaisons ont lieu au sol. Ce cycle, où se combinent les hasards de rencontre des hôtes et les conditions microclimatiques favorables ou défavorables subis lors des pupaisons, semble être le plus primitif. Il se retrouve chez un très grand nombre d'espèces; son déroulement est modifié par l'existence de certaines particularités concernant le repas des mâles, la sélectivité envers les hôtes ou les tropismes d'habitat.

Dans certaines conditions défavorables ou expérimentales, les cycles triphasiques peuvent devenir diphasiques; le phénomène, d'autre part, semble être lié à la physiologie de certains vertébrés, car il s'observe très souvent par exemple chez le lapin ou le hérisson.

Cycle diphasique

Au cours de l'évolution d'une tique diphasique, se manifeste une réduction du nombre des phases; les trois stades de la tique évoluent sur deux hôtes individuellement différents, qu'ils soient ou non de la même espèce. Dans la première phase parasitaire, la larve gorgée mue sur place après son repas, sans se détacher, et la nymphe qui en provient se fixe à proximité; lorsqu'elle est gorgée à son tour, elle se dégage et quitte l'hôte. Au cours de la deuxième phase parasitaire, a lieu le repas des adultes. Au total, les hôtes sont recherchés à deux reprises; il y a suppression de la nécessité d'une recherche.

La pupaison larvaire a lieu sur l'hôte, la pupaison nymphale, au sol. Ce type cyclique peut être considéré comme une amélioration, du point de vue de la réduction des hasards de rencontre des hôtes, par rapport au cycle triphasique. Il s'observe seulement chez certains Hyalomma et certains Rhipicephalus.

Sur certains hôtes, dans les conditions expérimentales, des cycles triphasiques peuvent devenir diphasiques; inversement, des espèces ordinairement diphasiques peuvent artificiellement présenter une évolution à trois phases parasitaires. Ces phénomènes pourraient indiquer que le type diphasique est d'évolution récente, ou encore en évolution.

Cycle monophasique

Une évolution biologique encore plus poussée aboutit par contraction du cycle à un type monophasique; ce doit être une manifestation récente chez H. detritum scupense Schulze, 1919. Mais les Dermacentor et Rhipicephalus chez qui cette adaptation s'est manifestée ont subi par ailleurs une différenciation morphologique régressive qui a donné à partir des premiers les Anocentor d'Amérique, et les Boophilus et Margaropus dans l'Ancien-Monde à partir des seconds.

Dans un cycle monophasique, tous les stades de la tique se succèdent en une seule phase parasite sur un unique vertébré, abordé par la larve à jeun, et quitté par l'adulte gorgé, après la fécondation. Les pupaisons ont lieu sur l'hôte, au lieu même d'implantation de la larve ou de la nymphe; le stade qui se dégage peut se fixer à proximité de sa place précédente, ou effectuer quelques déplacements, surtout quand il s'agit des adultes; ordinairement, l'exuvie larvaire s'observe tout contre la nymphe qui en provient.

Au cours du cycle, il n'y a donc aucune phase libre entre les repas. La durée du passage sur l'hôte se trouve donc contractée par rapport aux autres types évolutifs; d'autre part, les temps de pupaison sont réduits en raison de la température élevée au niveau de la peau de l'hôte; au total la période de réalisation des repas est beaucoup plus courte dans un cycle monophasique que dans les autres cycles, lorsque s'additionnent les durées de chaque phase parasitaire et celles des pupaisons au sol. Chez les Boophilus, dans les meilleures conditions, il se passe habituellement 3-4 semaines entre le début du repas de la larve et la fin de celui de la femelle.

Seuls la ponte des femelles, l'embryogénèse et les déplacements des larves en quête d'un hôte ont lieu à terre. La recherche du vertébré n'a lieu qu'une fois. Les pupaisons au point de fixation éliminent les hasards microclimatiques que subissent les pupaisons au sol. En fin de compte, ce cycle apparaît comme le plus évolué et le plus adapté; il présente de nombreux avantages biologiques, qui favorisent le maintien de l'espèce.

Les tiques monophasiques sont naturellement parasites de mammifères ongulés; elles sont donc exophiles. Cette prédilection et la longueur de la phase parasitaire favorisent leur transport sur leurs hôtes à de longues distances, de pays à pays, de continent à continent.

Les espèces monophasiques sont en nombre réduit; il s'agit tout d'abord des Boophilus (5 espèces), des Margaropus (2 espèces) et d'Anocentor nitens; il s'en trouve également quelques unes dans les genres Hyalomma et Dermacentor.

Dans les conditions expérimentales, lors des cycles de Hyalomma detritum scupense, une certaine partie de la population évolue sur un type diphasique, alors que dans la nature, le cycle est monophasique; il est possible qu'interviennent certains facteurs thermiques plus favorables; de toutes façons, H. detritum scupense peut être considéré comme une forme géographique de H. d. detritum normalement diphasique.

Il est possible de rencontrer quelquefois, à l'état libre, sur le sol, des adultes de type monophasique; il a pu s'agir de chute accidentelle lors des déplacements des tiques, entre la fin de la mue nymphale et la fixation; il pourrait s'agir également d'une possibilité naturelle concernant un faible pourcentage des tiques, qui seraient alors diphasiques.

Tous ces faits pourraient amener à conclure que les cycles monophasiques sont d'évolution récente, surtout dans le cas des espèces de genres en majorité triphasiques (Hyalomma, Dermacentor); dans le cas des Boophilus, des Margaropus et des Anocentor, l'évolution morphologique semble avoir été concomitante de leur adaptation biologique à la monophasie; de fait, le phénomène semble très stabilisé chez toutes les espèces de ces deux genres.

FACTEURS EXTRINSEQUES DU CYCLE EVOLUTIF

De ces facteurs dépend la survie de la tique, à jeun ou gorgée, ainsi que la réalisation normale des organogénèses. Il s'agit principalement de facteurs physiques, qui agissent isolément, ou conjointement, suivant leurs écarts respectifs par rapport à l'optimum.

L'humidité par elle-même conditionne la survie et représente un facteur statique. Elle intervient principalement par sa valeur relative dans l'atmosphère du microhabitat; les valeurs favorables sont comprises entre certaines limites, pour un stade d'une espèce donnée; les immatures sont les plus exigeants de ce point de vue; les adultes, bien chitinisés, se défendent mieux contre la transpiration. Par rapport à l'ensemble des tiques, l'échelle des hygrométries compatibles avec l'existence normale des tiques va de l'humidité atmosphérique à saturation jusqu'à une humidité relative très faible, dans le cas de beaucoup d'adultes d'Argasidae dont la résistance à la sécheresse est remarquable. Selon les limites d'exigence, le franchissement des seuils critiques inférieurs ou supérieurs entraîne la mort de la tique; pour les valeurs qui s'accordent avec la survie, mais qui s'éloignent plus ou moins de l'optimum, cette différence se traduit par un ralentissement des phénomènes biologiques, compte tenu de la température réelle.

La température constitue un facteur dynamique, dont dépendent étroitement l'organogénèse des stades gorgés et l'activité des stades à jeun. Il existe trois seuils thermiques, en rapport avec la biologie des tiques; pour chaque espèce il est possible d'établir des seuils léthaux, supérieur et inférieur, qui sont ordinairement très éloignés d'un de l'autre; le seuil inférieur est en rapport avec la température de gelée; le seuil supérieur, avec l'accroissement brusque de la transpiration, par rupture physico-chimique du rôle protecteur de la cire cuticulaire; dans ce dernier cas, les températures critiques sont beaucoup plus élevées chez les Argasoidea que chez les Ixodoidea. Un deuxième type de seuil thermique conditionne l'organogénèse; en-dessous de cette valeur, les métamorphoses, l'ovogénèse ou l'embryogénèse sont suspendues; la tique entre en une quiescence dont la durée augmente d'autant les délais d'apparition du stade suivant ou les délais de ponte; les tiques à jeun deviennent inactives et hibernent; le phénomène est évidemment prépondérant en climat tempéré. Il ne semble pas, d'autre part, que l'élévation de température entraîne une estivation: la tique attend dans son abri la fin de la période de forte chaleur et de déficit hygrométrique, souvent concomitants. Dans les conditions naturelles, les tiques se trouvent alors dans un biotope abrité où les variations du climat sont amorties et n'atteignent le microclimat qu'avec du retard, et selon une moindre amplitude; les variations thermiques du microclimat sont donc plutôt parallèles à l'évolution des moyennes climatiques hebdomadaires ou mensuelles. Il existe enfin un troisième type de seuil thermique, qui

détermine le comportement et l'activité de la tique à jeun, phénomène qui se rattache plus étroitement à l'écologie; ce sont les variations journalières qui sont alors en cause en ce qui concerne les tiques exophiles (voir les paragraphes sur l'activité journalière et l'activité saisonnière).

Chacun des facteurs envisagés, pris en soi, peut varier entre certaines limites lorsque l'autre est déterminé; dans le jeu combiné de ces deux facteurs, il existe une région optimale, en dehors de laquelle les variations d'un des facteurs, lorsqu'elles sont compatibles avec la survie, sont de plus en plus limitées à mesure que l'autre facteur s'éloigne de l'optimum.

Lorsqu'il y a dissociation de l'accord favorable entre la thermométrie et l'hygrométrie, il y a quiescence et arrêt de l'organogénèse lorsque les valeurs thermiques atteignent le seuil inférieur tant que l'hygrométrie reste favorable; si l'hygrométrie est insuffisante, c'est l'activité qui sera interrompue, et la tique demeurera en survie passive, à une température convenable, dans un biotope approprié, en attendant la remontée hygrométrique dans le site d'activité.

Dans un genre, les exigences concernant l'hygrophilie sont variables selon les espèces, mais il est possible de reconnaître malgré tout des genres hygrophiles, comme Ixodes, Pholeoixodes, Scaphixodes entre autres, et des genres xérophiles tels que Hyalomma et Pterygodes. Du point de vue de la température, les affinités génériques sont également partagées, mais Boophilus, Rhipicephalus, Hyalomma et Amblyomma sont thermophiles et leur distribution dans le monde l'indique nettement; par contre, Dermacentor, Haemaphysalis ou Ixodes sont mésophiles et ont des représentants dans les zones tempérées ainsi que dans les zones équatoriales, quoique par des lignées différentes.

H A B I T A T

Les premières tentatives pour mettre en relation de la distribution des tiques avec celle de la végétation remontent à POMERANCEV (1934, 63), POMERANCEV & MATIKAŠVILI (1940, 100), qui traitent des tiques du Caucase; par la suite sont publiés des renseignements concernant l'ensemble du territoire de la fédération dans la faune des Ixodides d'U.R.S.S. (POMERANCEV, 1950, 1-224). Le principe de ces travaux a été appliqué et développé par les chercheurs d'Europe centrale qui se rattachent à l'école des acarologues soviétiques (Tchécoslovaquie, Roumanie).

En ce qui concerne l'Afrique, il semble que G.THEILER, à partir de sa publication sur Amblyomma hebraeum (1948, 217), ait inauguré cette méthode comparative d'une manière indépendante, du fait de l'ignorance où l'on se trouvait à cette époque de la littérature scientifique soviétique; dans ce travail et dans les suivants, la distribution de chaque espèce était figurée sur carte, en même temps que des données concernant la végétation, les pluviosités, la thermométrie et le relief. Ces publications précisant l'habitat d'une dizaine d'espèces d'intérêt vétérinaire constituent la base de la méthode comparative en Afrique australe. Ultérieurement ont paru des études d'ensemble sur la faune des tiques du Sudan (HOOGSTRAAL, 1956 : 1-1100) et la Tanzanie (YEOMAN & WALKER, 1967 : 1-215), qui établissent la répartition des espèces en fonction de la végétation, de la géographie physique et du climat. L'ouvrage d'ELBL & ANASTOS (1966, 4 vol.) sur le Congo contient également de nombreux développements sur cet aspect de la question.

En ce qui concerne les tiques d'Afrique occidentale, l'étude des corrélations entre leur distribution et les facteurs précités a bénéficié des connaissances recueillies en Afrique orientale et australe; plus précisément, ceci permettait de comparer l'habitat d'une même espèce dans diverses sous-régions d'Afrique, ou l'habitat d'espèces vicariantes proches, présentes chacune dans une sous-région donnée. Ces comparaisons ont permis d'ailleurs à plusieurs reprises de mettre en évidence des différences écologiques entre des populations prétendument rapportées à la même espèce, ce qui a orienté la recherche de caractères morphologiques distinctifs qui permirent, dans le cas des Rhipicephalus notamment, d'établir des distinctions au niveau spécifique entre ces populations orientales et centro-occidentales.

Comme il se trouve que les contrées où ont été étudiées les corrélations entre la distribution des tiques et celle de la végétation sont situées dans chacune des sous-régions classiquement admises d'Afrique éthiopienne, il est possible à partir de ces résultats d'intégrer les données moins complètes provenant d'autres pays, qui concordent d'ailleurs dans

leur ensemble, bien que plus disparates, avec les renseignements qui existent pour l'Ouest-Africain, le Sudan, la Tanzanie, le Congo et l'Union-Sud-Africaine.

Une tique subsistera, sur une aire donnée où sont présents les hôtes appropriés, à condition de pouvoir trouver un habitat qui présente un microclimat favorable à sa survie aux phases d'organogénèse, et fréquenter un biotope de chasse pendant un temps plus ou moins long, à plusieurs reprises ou d'une façon continue, jusqu'à ce qu'elle puisse aborder un hôte.

La considération des facteurs entrant dans la composition des climats permettra de définir les zones d'existence réelles, probables ou impossibles d'une espèce, par comparaison avec les exigences connues de celle-ci, et les points de récolte établis. Si tous ces éléments concordent en général dans le cas des savanes et des steppes de faible altitude, les données climatiques ne fournissent en fait que des éléments très incomplets pour la compréhension des phénomènes biologiques qui interviennent dans les régions montagneuses ou sylvestres.

Au cours d'un cycle, les phases les plus étroitement conditionnées sont les périodes d'inactivité pendant lesquelles s'effectuent les organogénèses, ainsi que les périodes d'attente à jeun; ce sont elles qui se révèlent les plus importantes par leur durée et leurs exigences microclimatiques, qui doivent se situer à un niveau favorable pendant une période plus ou moins longue; du point de vue des possibilités d'activité extérieure, la durée des époques favorables est relativement moins importante pour l'existence d'une espèce. Les courbes isohyètes et isothermes ne peuvent pas traduire la totalité des conditions microclimatiques, même si dans leur ensemble elles rendent compte de certaines particularités de distribution. Etant donné que les microclimats favorables sont déterminés par la constitution même des habitats, il convient de mettre en évidence l'élément qui s'interpose entre le climat et le microclimat et protège celui-ci des variations quotidiennes extrêmes de la température et de l'humidité.

En premier lieu, il faut considérer que le sol, sous une certaine épaisseur, est un facteur isolant dans le cas d'un terrier ou d'une grotte, en fonction de ses propriétés physiques et mécaniques. D'un point de vue plus général, c'est la végétation qui assure la régulation thermique et hygrométrique dans toute la couche supérieure du sol et à sa surface, soit par elle-même, avec ses tiges et ses racines, soit par ses produits de décomposition, avec la litière végétale et l'humus; la couverture végétale présente deux strates distinctes par leur constitution, leur niveau et leurs effets : le tapis herbacé, qui s'élève jusqu'à 100-150 cm du sol, composé d'éléments non ligneux, ainsi que de buissons et d'arbustes; d'autre part, la couverture arborée, qui modifie le microclimat à la surface du tapis herbacé. De cette manière sont différenciées les formations ouvertes et fermées.

Il est remarquable que la couverture végétale dans son ensemble ne se comporte pas comme un élément intermédiaire inerte entre les manifestations climatiques et la faune qui vit au niveau du sol, car elle n'est

pas elle-même indépendante de ces phénomènes; elle est en effet le résultat de l'adaptation d'une certaine flore à la température, à la pluviométrie, au régime des vents qui règnent sur une région, dont le sol est géologiquement et pédologiquement défini. Par toute sa masse végétale, elle constitue son propre facteur de régulation thermique et hygrométrique; son extension et son faciès, sous une latitude et à une altitude données, représentent un équilibre. Loin de s'interposer d'une façon purement physique entre une certaine faune et un climat, elle est une expression vivante des réalités climatiques existant sur une aire particulière. C'est la réponse qu'elle constitue aux données extérieures qui va conditionner divers microclimats à chacun de ses niveaux, et favoriser le règne animal qui vit en elle et par elle. La flore différencie des microclimats en nombre indéfini, et sert de support à la faune.

Ainsi la végétation présente un double aspect; elle est la résultante des divers éléments qui composent le milieu; elle détermine d'autre part, par sa structure même, des microclimats différents dans ses divers niveaux. Elle constitue donc le meilleur intégrateur écologique, quand il s'agit d'étendre et de généraliser des phénomènes biologiques observés en un point donné.

La plasticité du règne végétal lui permet de manifester dans ses aspects divers le résultat de l'action de tous les éléments composants d'un climat. Il est possible de distinguer ainsi des zones ou des étages de végétation, présentant chacun plusieurs types d'association végétale possibles. La distinction qualitative des espèces dominantes dans chacun de ces étages permet une analyse des unités phytogéographiques naturelles, à la surface d'un continent. Corrélativement, la faune présentera des différenciations parallèles, mais non forcément identiques.

La comparaison de la distribution des espèces de tiques avec les faciès végétaux d'une zone naturelle se révèle comme le moyen le plus satisfaisant pour généraliser les connaissances à ce sujet; il peut s'agir d'un intérêt théorique, dans la synthèse des résultats obtenus en laboratoire ou sur le terrain et concernant la biologie, le comportement, la sensibilité aux facteurs physiques; ce point de vue est également pratique, puisqu'il permet d'assurer une distribution, avec toutes les conséquences touchant l'épidémiologie des affections provoquées ou transmises et les possibilités de prophylaxie à leur rencontre.

Il est remarquable que l'extension de la plupart des espèces de tiques inféodées aux ongulés et aux carnivores s'accorde à l'échelle de la zone phytoclimatique dans son ensemble, plutôt qu'avec certaines associations végétales plus précises au sein de celles-ci. Le fait a déjà été commenté à propos du choix du degré carré comme unité de représentation cartographique.

M I C R O H A B I T A T

Sur une aire géographique donnée, les variations thermiques et hygrométriques, combinées aux effets immédiats des pluies ou du vent, sont considérables à divers titres, suivant qu'elles sont envisagées au cours d'une journée, d'un mois ou d'une année. Les phases libres de la vie d'une tique se déroulent dans un biotope particulier, dans lequel les variations des facteurs physiques sont du domaine microclimatique, et non plus climatique; la constitution plus ou moins abritée de ce biotope garantit un amortissement de l'amplitude thermique ou hygrométrique journalière, en raison de la faible mobilité de l'air dans les terriers ou au sein des formations végétales denses, en raison du rôle d'isolant thermique de la couche de terre, de la litière végétale, du tapis herbacé, en même temps que tous ces éléments constituent un volant hygrométrique, qui aborde le surplus d'eau lors des averses et le restitue d'une façon régulière entre temps. Divers microclimats peuvent ainsi être caractérisés à l'intérieur d'un même étage de végétation, qui correspondent à autant de microhabitats qui en sont les supports.

Les relations entre microclimats et microhabitats sont parallèles à celles qui existent entre le climat et l'habitat, mais se situent à l'échelle de l'élément vivant dans son milieu naturel, conditionné et limité.

Les variations microclimatiques ne traduisent pas les variations quotidiennes du climat, mais l'évolution de l'aspect moyen de celui-ci sur une durée correspondant à la semaine, au mois ou à l'année.

La situation d'une tique en phase libre, dans un microclimat favorable, résulte d'une part du hasard, mais peut être déterminée au cours de la phase active précédente, en réponse à des exigences propres du stade en question; le gîte de ponte est recherché par la femelle gorgée; les gîtes de pupaison, par les larves ou les nymphes gorgées; les stades à jeun apparaissent donc dans un microhabitat accepté comme favorable. Ce qui dépend du hasard, c'est la possibilité de trouver un tel microhabitat pour les tiques exophiles gorgées, lorsqu'elles quittent l'hôte et tombent au sol, n'importe où.

Les divers microhabitats où l'existence des tiques est possible, peuvent se définir par leurs caractères plus ou moins abrités, plus ou moins ouverts, plus ou moins constants dans leur microclimat; l'adaptation de ces biotopes à la biologie des espèces qui les habite naturellement, traduit certaines tendances exophiles ou endophiles; dans certaines conditions, il existe une possibilité intermédiaire, qui pourrait être désignée comme cryptophile.

Exophilie

Les tiques exophiles présentent un tropisme temporaire vers les habitats non spécialisés, tels que la surface de la litière végétale ou la surface du tapis herbacé (graminées, buissons, arbustes bas), entre 20 et 150 cm au-dessus du sol; il peut s'agir aussi bien de terrains nus constitués de sable ou de pierrailles. Cet habitat correspond à un biotope d'affût ou de chasse, et est occupé d'une façon temporaire ou continue. Les gîtes de repos ou les abris contre les variations climatiques défavorables en surface sont constitués par la litière végétale ou les crevasses du sol. L'activité des tiques peut se traduire par une succession d'ascensions et de descentes et les déplacements sont verticaux, entre les divers niveaux de la strate herbacée. Sur le sol libre, et plus ou moins nu, des steppes, les déplacements sont horizontaux et la recherche de l'hôte est active, et non plus une attente à un poste d'affût, comme dans le cas des tiques sur la végétation. De toute façon, au cours de l'activité exophile, le microhabitat se rapproche des conditions de l'habitat général, et les exigences microclimatiques s'accommodent de l'amplitude et de la régularité des variations des divers éléments caractérisant le climat général d'une zone.

En conséquence, les hôtes désignés pour les tiques exophiles sont les grands mammifères, ongulés ou carnivores, les léporides, et certains rongeurs de grande taille. Ces espèces exophiles seront donc toutes des parasites potentiels du bétail.

Certaines tiques manifestent l'exophilie à chacun de leur stade, qu'elles soient télotropes ou monotropes; elles correspondent alors au type d'Amblyomma variegatum, Hyalomma marginatum, Rhipicephalus (Digineus) bursa, Rh. appendiculatus, Boophilus sp., Margaropus sp. D'autres espèces manifestent successivement deux affinités différentes, l'endophilie chez les larves et les nymphes, l'exophilie chez les adultes; la double sélectivité vis-à-vis des hôtes en est la conséquence, et c'est le ditropisme. Dermacentor reticulatus est pris comme type des espèces endo-exophiles ditropes.

Parasites et hôtes vont à la rencontre les uns des autres, la tique en choisissant un poste d'affût, l'hôte par ses déplacements sur un parcours défini, ou dans son pâturage.

L'exophilie part de l'ubiquité parasitaire, tend à la sélectivité ditrope ou monotrope. Du point de vue du nombre des phases, il existe une évolution qui va du type triphasique au type monophasique chez les espèces exophiles.

L'exophilie n'aboutit à la spécificité que dans le cas des tiques parasites des grands ongulés des végétations riveraines de fleuves, de lacs ou de marécages, c'est-à-dire des éléphants, les rhinocéros et les buffles; la localisation particulière des hôtes aux formations denses et humides de bas-fonds entraîne la localisation corrélative des tiques associées.

Certains aspects de l'adaptation des tiques exophiles, à un stade au moins, à l'habitat dans les formations ouvertes de steppe ou de savane ont été abordés lors des considérations sur les préférences d'hôte. Il est nécessaire de les rappeler ici.

Les espèces exophiles à tous leurs stades, et monotropes, ont des possibilités limitées quant à leur habitat, lorsque leurs exigences microclimatiques aux stades immatures demeurent celles de l'ensemble du genre; cette exophilie ne se réalise que dans des conditions particulières, ainsi pour le groupe de Rhipicephalus appendiculatus en situation d'altitude sous climat humide; cette adaptation nécessite autrement une robustesse particulière des larves et des nymphes, qui les rend capable de résister à une chaleur et une certaine sécheresse néfastes à d'autres espèces; c'est le cas des Rhipicephalus bursa et Rh.evertsi, des Boophilus, chez qui les larves sont de plus grande taille que chez la plupart des Rhipicephalus (à noter dans ces cas la contraction des cycles, diphasiques ou monophasiques). Le cas des espèces exophiles télotropes est plus fréquent (celui des Amblyomma des ongulés) et permet une adaptation à un plus grand nombre d'habitats, notamment très secs.

L'alternance endo-exophile semble la meilleure solution, celle en tout cas le plus fréquemment adoptée par les tiques de steppes et de savanes (Dermacentor, Rhipicephalus, Hyalomma); ce sont également des espèces ditropes. Ainsi les stades préimaginaux peuvent-ils être plus protégés, tandis que les adultes sont seuls exposés aux conditions difficiles.

En fait il n'existe pas de tiques totalement et continûment exophiles, à un stade donné, car l'alternance des phases d'activité et de repos, parallèle aux fluctuations climatiques, les oblige à quitter les sites de chasse ou d'affût, quand la thermométrie ou l'hygrométrie deviennent défavorables, pour gagner un biotope plus protégé, à microclimat abrité, et qui présente alors les caractéristiques d'une situation endophile ou cryptophile. L'existence d'une tique exophile à jeun apparaît donc comme une succession de sorties en milieu découvert et de retours en microhabitat endophile, à l'intérieur de la végétation ou dans le sol.

Sylvo-exophilie

Les différences sont nettement moindres dans les formations forestières tempérées ou équatoriales, entre les microclimats au sol, sous le tapis herbacé, et le microclimat à la surface de ce tapis, tel qu'il est déterminé par la voûte arborée dense; dans ce cas, les conditions sont extrêmement analogues entre la surface et la base du tapis herbacé. Dans un tel habitat, les tiques manifestent corrélativement à un moindre degré la sélectivité observée chez celles qui habitent les formations ouvertes.

C'est le cas d'Ixodes ricinus, des divers I. (Afrixodes) des ongulés de la forêt ombrophile, de nombreuses Haemaphysalis asiatiques, mais aussi d'Hm. parmata d'Afrique. L'exigence élevée de ces espèces en ce qui concerne l'hygrométrie leur interdit l'exophilie en savane boisée. D'autres espèces, endophiles ou cryptophiles en formations ouvertes, deviennent sylvo-exophiles en forêt (Hm. leachi). La sylvo-exophilie semble d'ailleurs une situation primitive pour les Ixodes et Haemaphysalis, dont l'évolution a dû commencer dans la forêt équatoriale d'Asie.

Endophilie

Les tiques endophiles sont associées à des habitats spécialisés, dont les constantes microclimatiques sont déterminantes en ce qui concerne leur évolution ou leur survie normale. Ces microhabitats sont de plusieurs types. S'ils sont hypogés, la tique se tiendra dans des galeries de terriers d'un petit ou d'un moyen mammifère, ou bien encore s'enterrera directement dans le sable; dans ces conditions, les tiques sont pholéophiles; dans le second cas, elles seront simplement géophiles, comme Ornithodoros savignyi.

Si le microhabitat est épigé, les tiques se trouveront dans les nids d'oiseaux sur les arbres, sous les écorces de ces arbres, dans les fissures des parois rocheuses naturelles ou des murs des constructions, ou encore dans les rocailles; ces espèces seront considérées alors, selon leur gîte précis, comme nidicoles, corticoles, pariéticoles ou saxicoles. Les conditions microclimatiques dans les grottes profondes reproduisent celles d'un terrier de grandes dimensions; ce sont les tiques de chauves-souris qui sont caractéristiquement troglaphiles; elles peuvent s'établir secondairement dans des abris artificiels tels que caves, souterrains, occupés par leurs hôtes. Les grottes constituent également le séjour temporaire ou régulièrement fréquenté des carnivores et ongulés sauvages ou du petit bétail; leurs tiques peuvent donc habituellement ou occasionnellement s'y retrouver.

L'association avec un microhabitat se poursuit corrélativement avec les hôtes qui ont choisi ou aménagé ces biotopes comme gîte de refuge ou de reproduction, ce qui se traduit par une sélectivité parasitaire qui peut aboutir à la spécificité. Cette sélectivité se manifeste principalement vis-à-vis des petits mammifères, insectivores ou rongeurs, ou envers certains grands mammifères de terriers, comme les léporides, certains carnivores, les damans; lorsqu'il s'agit de parasitisme envers les oiseaux, ces derniers présentent ordinairement des jeunes nidicoles.

L'endophilie entraîne la sélectivité ou la spécificité, mais ne réduit pas le nombre des phases parasites; les cycles sont toujours triphasiques.

L'endophilie est caractéristique de la grande majorité des Argasidae, de certains genres d'Ixodidae (Pholeoixodes, Scaphixodes, Ceratixodes, Eschatocephalus), de certaines espèces d'Ixodes sensu stricto, d'Haemaphysalis, d'Aponomma, Amblyomma, Rhipicephalus.

Une endophilie partielle peut exister chez certaines espèces, qui ne le présentent qu'aux stades préimaginaux; l'ensemble du cycle est donc endo-exophile; c'est le cas des Amblyomidae ditrope : Dermacentor, Hyalomma, Rhipicephalus sensu stricto.

Les tiques endophiles infestent l'hôte et s'en détachent au gîte; dans le cas des larves endophiles d'adultes exophiles, elles sont ramenées au terrier par leurs hôtes ou recherchent activement ce type de microhabitat, où se poursuit le reste du cycle après le repas larvaire, jusqu'à la sortie des adultes à jeun, en habitat exophile.

Certaines espèces à cycle endo-exophile deviennent totalement endophiles par adaptation aux conditions domestiques; il s'agit d'un cycle secondaire modifié, comme dans le cas de la souche domestique de Rhipicephalus sanguineus monotrope, tandis que la souche sauvage est ditrope.

Alors que l'endophilie, dans des microhabitats de faible dimension, entraîne une sélectivité d'hôtes relativement homogène envers des mammifères de petite taille comme les insectivores et les rongeurs, cette sélectivité d'hôtes est hétérogène dans les terriers de grande dimension, habités par des mammifères de taille moyenne ou relativement grande, et qui peuvent alors appartenir à des ordres très différents; il existe de plus le cas des visiteurs occasionnels; c'est ainsi que Rhipicephalus (Hyperaspion) cuspidatus, du terrier d'oryctérope se retrouve habituellement sur le phacochère, et occasionnellement sur la hyène, le chacal et d'autres mammifères.

Du point de vue de la distribution, l'endophilie rend possible l'extension d'une espèce sur plusieurs zones phytoclimatiques, compte tenu de la présence d'hôtes adéquats.

Dans le cas des tiques endophiles à tous les stades, et non forestières, leur indépendance plus grande vis-à-vis du climat, du fait de la protection du microhabitat, leur permet d'habiter des zones phytoclimatiques encore plus différentes; ainsi Haemaphysalis houyi se retrouve du Sahel jusqu'aux savanes de clairières en forêt ombrophile, comme son hôte d'ailleurs Xerus erythropus; Rhipicephalus cuspidatus, depuis le Sahel jusqu'aux savanes guinéennes, comme Aponomma flavomaculatum; Aponomma latum et Haemaphysalis hoodi, des savanes soudaniennes jusqu'en forêt. Les facteurs importants dans la distribution de telles espèces sont alors, mis à part la nécessité de la présence de l'hôte approprié, la nature même du sol où est situé l'abri (sableux, argileux, rocheux, etc.), les caractères de compacité, de solidité du sol, ou de friabilité, avec toutes les conséquences sur la rétention de l'humidité ou sa diffusion, interviennent autant dans la possibilité d'installation de l'hôte que dans celle de survie de la tique.

La définition présente du terme d'endophilie diffère quelque peu de l'usage qu'en font principalement les entomologistes quand il s'agit de Diptères Nématocères vulnérants (Culicidae, Phlebotominae); dans ce cas le terme désigne l'aptitude pour les adultes à pénétrer dans les habitations humaines et y demeurer, soit pour le repas de sang, soit pour la maturation des oeufs; l'appellation de domestiques, domiciles ou oecophiles eût été plus précise. Endophilie en fait exprime une idée générale d'intériorité de l'habitat, dans le sol s'il s'agit de terriers, de galeries sous roches, de grottes, dans les cavités de falaises, des troncs d'arbres, des fissures dans la pierre, dans le bois, dans les nids solidement bâtis. L'acception restreinte aux conditions des constructions humaines ne représente qu'un cas particulier de la définition générale du terme d'endophilie tel qu'il est employé ici pour désigner une tendance écologique.

Cryptophilie

Il s'agit ici d'une situation intermédiaire de microhabitat, qui ne peut définir complètement les tendances normales d'une espèce, mais qui représente des cas extrêmes de l'endophilie et de l'exophilie, à la limite des conditions favorables; la cryptophilie rend compte des possibilités d'adaptation de tout élément vivant, en regard de ce qui est considéré comme le comportement normal d'une espèce, et qui concerne la majorité des cas.

Le microhabitat des tiques cryptophiles n'est plus exactement endogé, sans être nettement hypogé, même par intermittence, comme dans le cas des tiques exophiles, à la surface du sol libre ou sur la végétation; il s'agit toujours de l'intérieur des fourrés, ou de l'épaisseur même du tapis herbacé, sous le couvert, le plus souvent, d'une voûte arborée.

Les tiques ordinairement exophiles deviennent cryptophiles en climat sec, et subsistent alors de cette façon dans les formations riveraines et dans toute végétation occasionnellement dense (Haemaphysalis leachi, Rhipicephalus muhsamae, etc.).

Dans les régions humides et fraîches, les tiques endophiles deviendront cryptophiles en trouvant au pied de la végétation dense des conditions hygrométriques comparables à celles des terriers, qui débouchent d'ailleurs dans ces fourrés; le fait peut s'observer chez les Pholeoixodes ou chez les Ixodes sensu stricto.

Les hôtes de ces tiques cryptophiles dans des conditions locales précises seront des vertébrés dont la taille permettra les déplacements dans ce type de microhabitat, c'est-à-dire certains oiseaux de moeurs terrestres, quelques reptiles ou surtout des carnivores comme les Canidae et Viverridae: les hérissons ont également le même comportement. Tous ces vertébrés constituent d'ailleurs, du point de vue des affinités d'hôtes vis-à-vis de l'ensemble des espèces de tiques, une catégorie intermédiaire, en raison des

diverses possibilités de parcours et des passages successifs dans des microhabitats de type ouvert, fermé ou intermédiaire, comme celui que peuvent habiter les tiques cryptophiles.

La cryptophilie détermine les plus grandes possibilités d'extension au milieu de zones phytogéographiques très diverses; une espèce représentative de ce groupe est Haemaphysalis leachi qui se retrouve aussi bien dans la forêt ombrophile (le plus souvent en situation sylvo-cryptophile) que dans les formations végétales denses, de bas-fonds, dans les steppes xérophyles.

C L I M A T O L O G I E

Il n'est pas nécessaire d'insister sur les divers aspects de la climatologie et leurs effets sur la biologie des tiques, puisqu'ils ont été mentionnés à propos de l'habitat en fonction du macroclimat, à propos du microhabitat et de son microclimat, ou lors de l'étude des facteurs physiques qui conditionnent la survie des tiques au cours du cycle évolutif, en tant que données extrinsèques.

Le parallélisme entre ces divers éléments et leurs relations seront seuls évoqués. Les considérations sur le macroclimat sont nécessaires pour généraliser certains résultats ou certaines observations partielles en ce qui concerne les zones phytogéographiques et les aires d'extension de chaque espèce de tiques.

Les relations entre les variations microclimatiques et l'amplitude des variations macroclimatiques ont été indiquées dans les commentaires sur le microhabitat; dans la pratique, c'est au sujet des variations mensuelles ou annuelles que les renseignements sont habituellement nécessaires.

Du point de vue de la thermométrie, ce sont les isothermes mensuels qui représentent l'information la plus utilisable en regard de l'évolution cyclique d'une espèce de tique, et notamment la valeur moyenne du mois le plus chaud et du mois le plus froid; il est utile par ailleurs de connaître le nombre de jours pendant lesquels la moyenne quotidienne est supérieure ou inférieure à une température donnée, au-dessus de 22°C ou 26°C par exemple, en ce qui concerne les saisons chaudes, au-dessous de 0°C ou de -10°C en ce qui concerne les saisons froides et les durées de gel hivernal. Aux limites des zones climatiques qui correspondent à certains

seuils chez les tiques, il peut être important de connaître le nombre de jours pendant lesquels règne une température précise, mais aussi le nombre de degrés dont s'élève la température au-dessus de cette valeur; ce qui revient à additionner, dans chaque moyenne journalière, le nombre de degrés supplémentaires au-dessus de la température déterminante, ce qui s'exprime sous forme de degrés-jours; cette formule est utilisable pour préciser certaines distributions dans les zones tempérées septentrionales, ou lors du passage du climat tempéré au climat méditerranéen; dans le premier cas, la valeur critique se situe aux environs de 0°C ou de -5°C (cf. OEHMAN, 1961, 1-38, à propos d'*Ixodes ricinus* en Finlande); dans le deuxième cas, la formule des degrés-jours pourra renseigner certainement d'une façon précise sur les conditions d'extension de certaines espèces méditerranéennes (*Haemaphysalis sulcata*, *H. parva*, *H. erinacei*, *Hyalomma m. marginatum* et les autres *Hyalomma*, les divers *Rhipicephalus*), mais il n'existe pas encore à l'heure actuelle d'observations précises.

Dans l'étude de l'hygrométrie, il n'est guère possible d'utiliser d'une façon courante que les données sur la pluviométrie; il est toujours nécessaire alors d'établir des comparaisons avec les zones de végétation et les divers faciès qu'elles présentent. Il est possible de consulter des courbes de pluviométrie mensuelles ou saisonnières, mais la comparaison des isohyètes annuels avec la répartition des mois pluvieux au cours de l'année donne des renseignements d'un intérêt équivalent.

Dans les régions tempérées, ce sont les facteurs thermiques qui sont prédominants; la pluviométrie et l'hygrométrie ne jouent un rôle qu'à l'intérieur des continents, comme en Asie centrale, dans les steppes ponto-altaïques, et en Chine orientale.

Dans les régions tropicales et subtropicales, c'est la pluviométrie qui est déterminante, quelle que soit l'importance des variations thermiques corrélatives.

Sous les climats de type équatorial, la régularité des conditions donne une importance égale à chacun de ces éléments.

Les climats méditerranéens ou de type méditerranéen constituent un passage entre des climats où les phénomènes dominants sont opposés; il y aura donc combinaison ou succession au cours de l'année de phénomènes relevant plus particulièrement de la thermométrie en hiver et de la pluviométrie en été, comme il est de règle respectivement dans les climats tempérés et dans les climats tropicaux.

Les conséquences de l'altitude sont différentes suivant la situation des massifs montagneux dans les zones tempérées ou intertropicales. Au nord du tropique, les effets porteront sur la thermométrie et l'augmentation d'altitude aura les mêmes conséquences qu'une progression selon la latitude. Entre les tropiques, c'est la pluviométrie qui sera modifiée et qui augmentera avec l'altitude, reproduisant ainsi la régularité climatique caractéristique des zones équatoriales, avec modifications corrélatives de la thermométrie.

En Eurasie tempérée, la succession des étages bioclimatiques selon l'altitude reproduit la succession que détermine la latitude. En Afrique intertropicale, il n'y a pas de parallélisme dans la constitution de ces étages, malgré l'analogie climatique; les formations de montagne ont une composition floristique originale et ne se présentent pas comme des îlots de forêt équatoriale, même si les microclimats qui y sont déterminés sont comparables et permettent dans l'un et l'autre cas l'existence d'une même espèce de tiques.

MICROHABITAT, TYPES CYCLIQUES ET DISTRIBUTION

Le microhabitat d'une espèce constitue la réponse à ses propres exigences microclimatiques, en fonction des multiples biotopes que propose l'environnement, qu'il s'agisse d'une recherche active au cours du cycle individuel, ou d'une situation acceptée à la naissance.

La réduction du nombre des phases parasitaires au cours du cycle trophique doit correspondre à une adaptation à des conditions plus difficiles et à une facilitation par rapport à l'achèvement des cycles.

La distribution des espèces actuelles des Ixodes (Afrixodes) et Haemaphysalis indique une affinité fondamentale de ces genres ou sous-genres avec les forêts équatoriales ombrophiles; il n'y a pas de raison de penser qu'il en ait été autrement pour les ancêtres de ces espèces; or leurs cycles sont pour la plupart du même type, tous triphasiques, cryptophiles ou sylvo-exophiles télotropes, ou endophiles monotropes. Les Amblyomma sensu lato sont également associés aux zones équatoriales ou subéquatoriales humides, en forêt ou en savane, avec des cycles exophiles télotropes ou endophiles monotropes. Dans les trois genres précités, l'endophilie monotrope semble secondaire, adaptative, et s'accompagne de sélectivité étroite ou de spécificité d'hôte.

Dans ces trois genres, le petit nombre des espèces distribuées dans les savanes sèches et dans les steppes tropicales est remarquable; ce sont là des conditions bien différentes de celles du milieu originel. Or les tiques qui habitent ces formations appartiennent à d'autres genres pour la plupart, et présentent une grande unité dans leurs adaptations cycliques et écologiques.

Dans leur ensemble, ces tiques des formations sèches, sous climat tropical ou pré tropical méditerranéen, se répartissent de la façon suivante :

a) les Amblyomma demeurent exophiles télotropes, ce que permet la robustesse relative de leurs immatures par rapport à ceux d'autres genres, tandis que leur dynamique saisonnière se conforme aux périodes favorables au cours des fluctuations climatiques annuelles. Les savanes humides d'altitude peuvent assurer le cycle des Rhipicephalus du groupe de Rh.appendiculatus, monotropes et exophiles à tous les stades, ou dans les formations denses riveraines; Rh.pulchellus qui appartient à ce groupe réalise son cycle totalement exophile dans les steppes masai, mais en adaptant sa dynamique aux saisons favorables.

b) les I. (Ixodes), I. (Afrixodes) et Haemaphysalis ne peuvent subsister que par adaptation à l'endophilie totale, et partant à la sélectivité d'hôte ou à la spécificité.

c) l'adaptation des immatures à l'endophilie leur assure une protection contre la sécheresse que peuvent cependant supporter les adultes; le cycle demeurant triphasique deviendra endo-exophile ditrope successivement; ce sera le cas de la plupart des Dermacentor, Hyalomma et Rhipicephalus; leur dynamique saisonnière suit les fluctuations climatiques annuelles.

d) en l'absence de réalisation d'un cycle partiellement ou totalement endophile, l'adaptation pourra réduire le nombre des phases parasitaires; ce raccourcissement cyclique aboutit aux types diphasique exophile ditrope (Hyalomma marginatum, H.rufipes) ou monotrope (Rhipicephalus bursa, Rh.evertsi, Hyalomma d.detritum), ou au type monophasique exophile (H.detritum scupense, Boophilus, Margaropus, Anocentor).

Les préférences d'hôtes dans tous ces types cycliques apparaissent comme corrélatives des adaptations aux exigences écologiques.

En fait toutes les adaptations des données intrinsèques du cycle sont des conséquences des exigences microclimatiques, la prédilection pour certains hôtes ou la réduction du nombre des phases parasites étant liée à la recherche d'un microclimat plus favorable (monotropisme endophile, ditropisme endo-exophile), ou tendant à réduire le nombre des expositions dans un environnement difficile (monotropes exophiles diphasiques ou monophasiques).

Toutes ces adaptations retentissent sur la distribution des espèces en augmentant leurs possibilités de peuplement dans les zones sèches et arides.

Si le type cyclique rend compte des possibilités d'adaptation d'une espèce à des zones climatiques plus ou moins favorables, et partant de son aire d'extension, la distribution proprement dite de cette espèce est fonction de la présence effective d'hôtes disponibles qui assurent son cycle trophique et sa diffusion; les mêmes considérations valent pour les taxons supraspécifiques (sous-genre, genre), dont la différenciation et la diffusion ont été concomitantes de l'adaptation à un milieu et à des hôtes nouveaux.

La sélectivité simple ditrope ou télotrope assure les possibilités maximales d'extension d'une espèce, en fonction du nombre des hôtes possibles et de leur mobilité. C'est à ce groupe qu'appartiennent les tiques qui s'adaptent aux animaux domestiques, que le bétail soit infesté concurremment avec les hôtes sauvages originels (dans les savanes et steppes africaines par exemple), ou que le bétail se substitue plus ou moins totalement aux hôtes sauvages réduits en nombre ou disparus (situation en Europe). Certaines adaptations cycliques, notamment le monotropisme, rendent possible le transport des tiques loin de l'aire d'extension originelle sur le bétail ou sur le chien (comme les Boophilus annulatus et B. microplus ou comme Rhipicephalus sanguineus).

La spécificité étroite au contraire, liée à des exigences micro-climatiques précises, limite cette extension aux endroits fréquentés par des hôtes définis, selon leur comportement propre; ceci est une conséquence d'une adaptation exclusive à un biotope très déterminé constituant l'habitat d'un très petit nombre d'espèces de vertébrés; cette différenciation s'est réalisée à partir de populations d'arthropodes à diffusion étendue. Les particularités du comportement et de la localisation des hôtes ont isolé la population associée de ses parasites de la communauté de reproduction correspondant à la plus grande partie de la population originelle. Il n'est cependant pas possible de distinguer les exigences écologiques d'une tique spécifique de ses préférences trophiques, encore moins d'assigner un ordre d'importance à chacun de ces facteurs. En fait l'évolution s'est poursuivie constamment sur les deux plans; si à l'heure actuelle les exigences écologiques très précises d'une espèce paraissent fondamentales et déterminent sa distribution en fonction des données climatiques et microclimatiques, la tique spécifique ne doit cette situation qu'à l'isolement génétique qu'a entraîné son parasitisme exclusif sur un hôte ou quelques hôtes déterminés; c'est la présence de l'hôte qui conditionne celle de la tique dans une unité géographique, tandis que les exigences écologiques interviennent pour en modeler la répartition.

APPENDICE SUR LES ZONES DE VEGETATION

En ce qui concerne l'Afrique éthiopienne, le document de base pour la distribution végétale est la carte d'AUBREVILLE, DUVIGNEAUD, HOYLE, KEAY, MENDONÇA & PICHI-SERMOLLI (1959), publiée par l'U.N.E.S.C.O. Les zones y sont cependant considérées du point de vue du faciès plutôt que de la composition botanique, et ne tiennent pas compte des diverses sous-régions et secteurs du continent éthiopien. La terminologie en a donc été modifiée à l'aide de la constitution des tapis graminéens, d'après RATTRAY (1960, 1-170 et carte), ce qui a permis de préciser des oppositions entre des formations équivalentes des diverses sous-régions (voir la carte n°52).

En ce qui concerne la climatologie, des renseignements divers ont été utilisés, établis la plupart du temps pour un territoire ou une région limitée. La carte bioclimatique de la zone méditerranéenne de EMBERGER, GAUSSEN, KASSAS & PHILIPPIS (1963) coordonne les données disponibles au nord de la zone sahélienne. L'atlas climatologique de JACKSON (1961) propose une synthèse à l'échelle du continent africain; la carte des isohyètes donnée ici s'en inspire.

En ce qui concerne la région paléarctique, et notamment la sous-région méditerranéenne, c'est la carte d'EMBERGER et collaborateurs (1963) qui fournit le meilleur document d'ensemble, encore qu'il s'agisse seulement de la climatologie; une carte sur la végétation de la même sous-région est actuellement en cours d'établissement à l'Université de Toulouse (Institut de la carte internationale du tapis végétal).

Dans la nomenclature des zones utilisée dans ce travail, les numéros de la carte d'AUBREVILLE & coll. (1959) ont été conservés comme référence, et affectés de lettres précisant les diverses subdivisions des grandes aires phytoclimatiques. Le tracé de certaines zones a été modifié lorsque des documents plus précis étaient disponibles ou lorsqu'ils rendaient mieux compte de la distribution des tiques. Ainsi les cartes accompagnant les publications de G.THEILER (de 1948, 217 à 1956, 284), d'HOOGSTRAAL (1956 : 1-1100) et YEOMAN & WALKER (1967 : 1-215) ont elles été immédiatement utilisables pour le sujet.

Les diverses zones d'Afrique méditerranéennes et du Proche-Orient sont établies d'après la carte des tapis graminéens de RATTRAY (1960, 1-170) et de la carte bioclimatique d'EMBERGER, GAUSSEN, KASSAS & PHILIPPIS (1963).

ZONES PHYTOCLIMATIQUES D'AFRIQUE

Les chiffres accompagnés de lettres renvoient aux zones figurées sur la carte n° 52 de l'atlas annexe.

Sous-région éthiopienne occidentale

- 32 sa désert du Sahara
- 31 sa steppe subdésertique saharo-sahélienne
- 25 sn steppe sahélienne nord
- 25 ss steppe sahélienne sud
- 20 n savane subtropicale sud-soudanienne
- 16 g savane subéquatoriale guinéenne
- 16 ou savane subéquatoriale oubanguienne

Sous-région éthiopienne équatoriale forestière et montagnarde

- 7 g forêt ombrophile équatoriale et galeries riveraines des savanes subéquatoriales voisines : bloc guinéen
- 7 c forêt ombrophile équatoriale et galeries riveraines des savanes subéquatoriales voisines (oubanguiennes, victoriennes, katangaises et congolaises) : bloc congolais
- 3 communautés de montagne intertropicales
- 5 prairie de montagne subtropicale d'Ethiopie

Sous-région éthiopienne orientale

- 31 so steppe subdésertique somalienne
- 25 so steppe xérophyte somalienne
- 25 m steppe xérophyte masai
- 25 in steppe d'inondation du Nil
- 21 savane tropicale d'Ethiopie
- 16 v savane équatoriale orientale d'altitude
- 16 c savane subéquatoriale congolaise
- 16 a savane subéquatoriale angolienne
- 19 savane subtropicale angolienne
- 16 k savane subéquatoriale katangaise
- 18 savane subtropicale rhodésienne
- 20 c savane tropicale basse côtière de Tanzanie-Nyassa
- 9 kt mosaïque côtière forêt-savane orientale
- 9 mz mosaïque côtière forêt-savane du Mozambique et du Zululand
- 20 savane boisée tropicale australe rhodésienne typique
- 22 savane boisée tropicale australe rhodésienne à mopané
- 10 forêt tropicale sèche à Baieia

Sous-région éthiopienne australe

20 t	savane tropicale du Transvaal
25 k1	steppe xérophyte du Kalahari
25 k2	steppe xérophyte accentuée du Kalahari
6 l	prairie tempérée australe du <u>low veld</u>
6 h	prairie tempérée australe du <u>high veld</u>
6 m	prairie tempérée australe du <u>middle veld</u>
15	maquis du Cap
30 b	steppe du Karroo côtier
30 k	steppe subdésertique du faux Karroo
28	steppe subdésertique à végétation succulente
29	steppe subdésertique du Karroo
31 k	steppe subdésertique du Kaokoveld
32 n	désert du Namib

Sous-région éthiopienne malgache

8	mosaïque forêt-savane malgache
7 m	forêt dense ombrophile malgache
11	forêt dense sèche malgache
23	savane-steppe herbeuse malgache des plateaux

Sous-région paléarctique méditerranéenne

41	steppe semi-désertique saharo-méditerranéenne
45	steppe tropico-méditerranéenne à alfa
50	étage du maquis méditerranéen chaud
55	étage du maquis méditerranéen moyen
42	steppe semi-désertique à armoise
2	étage supraméditerranéen mixte à cupulifères et conifères

Hors-région

littoral rocheux maritime ou océanique

COMMUNAUTES DE MONTAGNE INTERTROPICALES D'AFRIQUE (3)

Altitude entre 1.200 et 2.000 m; mélange de forêts sempervirentes de montagne et de prairies de montagne équatoriale; même quand ces formations ont été distinguées sur la carte d'AUBREVILLE & coll. (1959) (sous les chiffres respectivement de 1 et 5), elles ont été englobées ici sous la dénomination de communautés de montagne, du fait que leur distribution ne joue pas dans les corrélations avec la distribution des tiques. Dans le cas des forêts de montagne, leur altitude est supérieure à 1.300 m dans la région des grands lacs. Les prairies de montagne s'étagent de 1.800 à 2.500 m, recevant des pluviosités annuelles de 1.000 à 2.000 mm; le tapis graminéen est élevé (1 m, à Themeda triandra, Loudetia simplex, L.kagerensis, Brachyaria sp.); le type pur se trouve sur les hauteurs du Kivu et du Rwanda-Burundi, associé à des étendues plus ou moins importantes de forêts de montagne.

Les communautés de montagne non différenciées se distribuent en deux séries; d'une part sur divers sommets le long de la frontière entre le Sudan et l'Uganda, entre les savanes nord-soudaniennes et les steppes masai; d'autre part, en îlots plus ou moins importants au milieu des savanes boisées rhodésiennes ou tropicales australes, au sud de la Tanzanie, à l'est du Katanga, le long du lac Nyassa et le long de la frontière entre le Mozambique et la Rhodésie; un îlot enfin est situé au nord du Transvaal au Natal près de la frontière avec le Zululand.

Dans ce groupe des formations végétales de montagne d'Afrique rentrent également les communautés afro-alpines; établies entre 2.000 et 3.000 m, elles sont en rapport avec les prairies de montagne équatoriale et les savanes boisées équatoriales d'altitude (Uganda, Kivu, Rwanda-Burundi), ou avec les massifs montagneux au milieu des steppes masai (Kenya, Kilimandjaro) (c'est le n°4 d'AUBREVILLE & coll., 1959).

Les formations d'altitude du massif éthiopien sont considérées à part.

DESERT DU SAHARA (32 sa)

Climat désertique chaud, à 300-355 et 355-365 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 5 à 200 mm; zone traversée par l'équateur thermique de juillet.

Arbres et arbustes : Acacia sp., Anabasis sp., Haloxylon sp., Cornulaca sp.

Graminées dominantes : Aristida pungens, A.plumosa, Panicum turgidum (oueds); en basse et moyenne altitude.

Sur les massifs montagneux (Tibesti, Aïr, Hoggar, Adrar), formations steppiques de type saharo-sahélien jusqu'à 1.700-1.800 m et de type saharo-méditerranéen de 1.700 à 3.000 m (cf. les définitions de ces zones).

Ce désert présente une étendue considérable et touche de nombreux Etats; il se poursuit en Arabie et sur le plateau persique.

DESERT DU NAMIB (32 n)

Désert chaud, à 300-350 jours biologiquement secs par an; pluviosité annuelle de 0 à 125 mm.

Graminées dominantes : Aristida brevifolia, A.namaquensis, Eragrostis spinosa, E.cyperoides.

Altitude générale au-dessous de 500-700 m; le désert constitue une bande bôtière depuis Moçamedes jusqu'à l'embouchure de l'Orange, dont il occupe le bassin, remontant jusqu'à 1.000 m d'altitude, dans les districts de Gordonia et Kenhardt (Cape Pr.).

FORET DENSE HUMIDE EQUATORIALE, DE BASSE ET MOYENNE ALTITUDE (7, 7g, 7c)

Climat axérique chaud équatorial, sans aucun jour biologiquement sec par an; type ombrophile, avec un minimum de 1.500 mm de pluies annuelles et 7 mois pluvieux répartis en deux saisons; malgré une pluviométrie égale ou supérieure, la forêt n'existe pas sur la côte de Guinée en raison des 6 à 8 mois secs continus par an.

Végétation de sol ferme ou marécageux; essences en partie ou en totalité à feuilles persistantes; mises en culture avec palmiers à huile, caféiers, cacaoyers, bananiers; reconstitution sur jachère et cultures abandonnées avec des arbres et des arbustes à croissance rapide (Musanga cecropioides).

Dans les clairières, tapis de Pennisetum purpureum, Panicum maximum, Imperata cylindrica.

La forêt équatoriale émet des prolongements dans la mosaïque forêt-savane et dans les savanes guinéo-oubanguiennes ou congoliennes, sous forme de galeries boisées ou d'îlots forestiers (se reporter à ces zones); les clairières de forêts, du point de vue de la faune, sont à rattacher aux formations ouvertes de la mosaïque forêt-savane.

L'ensemble de la forêt équatoriale est constitué en deux blocs, le bloc forestier guinéen (7g) et le bloc forestier nigéro-congolais (7c); à ce dernier peuvent se rattacher des îlots plus ou moins étendus au milieu des savanes boisées équatoriales orientales d'altitude, dans les savanes boisées subéquatoriales angoliennes ou dans les savanes boisées subtropicales rhodésiennes, le long du cours supérieur de la Lualaba et de la Lufira (Katanga). Le bloc congolais diffère du guinéen par son altitude moyenne, entre 500 et 1.000 m, sauf dans la cuvette centrale.

FORET DENSE SECHE RHODESIENNE à Baikiaea (10)

Pluviosités annuelles supérieures à 1.000 mm, de régime subtropical.

Arbres decidus plusieurs semaines; grands arbres plus ou moins espacés; étage inférieur d'arbustes irrégulièrement dense; type de passage à la forêt claire, entre les formations à Brachystegia, et les steppes boisées australes à Acacia sp. et Commiphora sp.; l'élément caractéristique est Baikiaea plurijuga ou teck rhodésien; cette forêt dense constitue des enclaves au milieu des savanes boisées australes, à la limite des savanes boisées subtropicales rhodésiennes et angoliennes.

Sol drainé sur sable de Kalahari. Tapis graminéen à Loudetia simplex, L.superba (sud-est de l'Angola, sud-ouest de la Zambie); à Aristida meridionalis, A.graciliflora (ouest de la Rhodésie, nord du Botswana).

GALERIES BOISEES, GALERIES FORESTIERES, FORETS-GALERIES

Végétation riveraine, plus dense que dans l'ensemble de la zone considérée, au voisinage d'un cours d'eau, d'un lac ou d'un marécage; la végétation abondante peut être constituée par les mêmes espèces que dans le reste de la zone, favorisée par la présence immédiate de l'eau; d'autres fois, il s'agit de reliques floristiques, après assèchement ou déboisement de la steppe ou de la savane avoisinante, soit à des remontées d'espèces

rendues possibles par la continuité des rives, à partir d'une zone de végétation plus humide.

Dans une région donnée, à pluviométrie définie, le microclimat des galeries boisées fermées correspond approximativement à celui d'une zone ouverte recevant 200-250 mm supplémentaires de pluies annuelles, avec toutes les conséquences qualitatives et quantitatives qui en découlent concernant la faune et la flore; cette différence de 250 mm correspond en fait aux différences habituelles de moyenne pluviométrique entre deux zones voisines. En Afrique intertropicale, la galerie boisée représentera une enclave zoologique et botanique de la zone voisine plus équatoriale.

Au milieu des savanes et steppes tropicales, les boisements riverains sont plus ou moins clairs et ne constituent plus de véritables forêts-galeries, comme dans les savanes subtropicales ou subéquatoriales; le fait est habituel le long des cours d'eau temporaires. Le long des grands fleuves (Sénégal, Niger, Djuba, Uebi Shebeli), ou sur le pourtour des grands lacs (lac Tchad), les formations humides sont assez étendues pour représenter une enclave bioclimatique (oasis riveraines).

KARROO

- Karroo typique : cf. steppes désertiques du Karroo (29)
- Karroo succulent : cf. steppes à végétation succulente du Karroo (28)
- faux Karroo : cf. steppes subdésertiques du faux Karroo (30k)
- Karroo côtier : cf. steppes subdésertiques du faux Karroo (30b)

MAQUIS DU CAP (15) (evergreen sclerophyllous bush)

Climat méditerranéen chaud (thermoméditerranéen moyen), à saison sèche courte ou longue, à 100-125 ou 125-150 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 375-500 mm.

Sur la bande côtière sud, climat mésoméditerranéen accentué, à saison sèche de 75-100 jours biologiquement secs par an.

Arbrisseaux petits, à feuilles coriaces et persistantes, contenant souvent de l'huile ou des résines, de couleur grisâtre ou brunâtre : Olea africana, Sideroxylon inerme, Maytenus sp., Widdringtonia sp.

La forêt sempervirente du massif du Knysna ne se différencie pas par la faune des tiques présentes du maquis du Cap, où se situe ce massif.

MOSAIQUE COTIERE FORET-SAVANE ORIENTALE (9 kt)

Climat axérique chaud, équatorial, sans aucun jour biologiquement sec par an; pluviosités annuelles de 1.000 à 2.000 mm.

Ce type se compose d'îlots de forêt et de galeries forestières intercalées entre des savanes humides; altitude de 0 à 700 m; arrière-pays en contraste brusque, plus sec et plus élevé.

Arbres de forêts à feuilles persistantes; composition botanique analogue à celle de la forêt dense équatoriale.

Savanes à tapis graminéen de Panicum maximum et Hyparrhenia rufa.

Formation présente sur les côtes de Tanzanie, du Kenya et la côte sud-est de la Somalia.

MOSAIQUE COTIERE FORET-SAVANE DU MOZAMBIQUE ET DU ZULULAND (9 mz)

Formation comparable à la mosaïque côtière orientale, mais située au sud du Zambèze, mais en rapport avec des savanes tropicales australes, et non plus avec des steppes xérophytes ou des savanes rhodésiennes.

Les pluviosités annuelles y sont de 500 à 1.000 mm. Le tapis graminéen est à dominante de Themeda triandra.

Cette végétation côtière intéresse surtout le Mozambique au sud du Save et le Zululand; plus au sud cette bande côtière se rétrécit et se confond plus ou moins avec la bande des savanes tropicales qui longe les prairies d'altitude du low veld au Natal et au Transkei. Cette situation permet de comprendre la présence dans une région qui relève par ailleurs de la faune australe d'éléments éthiopiens orientaux, qu'il s'agisse de grands mammifères ou de leurs parasites.

MOSAIQUE FORET-SAVANE EQUATORIALE GUINEO-OUBANGUIENNE (8)

Climat subéquatorial, à 10-40 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 1.250-2.000 mm de pluies, réparties sur au moins 7 mois.

Les parties forestières se présentent en îlots ou en forêts-galeries de cours d'eau; la faune et la flore correspondent entièrement à celles de la forêt dense humide équatoriale.

Les formations ouvertes de savanes peuvent être plus ou moins densément boisées; elles résultent de la dégradation de la forêt ombrophile, naturellement ou artificiellement du fait de l'homme; après plusieurs années sans incendie, les essences forestières regagnent sur la savane. Les clairières de forêts se présentent d'une façon entièrement analogue du point de vue microclimatique.

Ces mosaïques forêts-savanes peuvent se distinguer géographiquement et faunistiquement en plusieurs types; les mosaïques guinéennes et oubanguiennes présentent un grand nombre de points communs et peuvent être considérées comme des variétés de faible altitude ou de moyenne altitude du même type; elles sont de toutes façons en rapport de voisinage avec les mêmes zones de végétation et se rattachent à la sous-région occidentale. Les mosaïques congolaises et katangaises offrent d'autre part des particularités de faune dérivées des savanes rhodésiennes et angolaises, ce qui oblige à les distinguer, car elles se rattachent aux secteurs rhodésien et angolais de la sous-région occidentale.

Les mosaïques forêt-savane constituent une zone particulièrement riche en espèces puisqu'elles réunissent les éléments faunistiques de deux formations végétales très opposées dans leur constitution, dans les microclimats qu'elles déterminent; la composition spécifique de la faune de chacun de ces types de végétation est le plus souvent exclusive de l'autre. Dans le cas de la mosaïque forêt-savane guinéo-oubanguienne, la liste des espèces présentes peut se ramener à l'ensemble de celles qui sont citées respectivement dans la forêt dense humide équatoriale et dans les savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes. C'est d'ailleurs pourquoi ces zones n'ont pas été figurées sur la carte de végétation et ont été assimilées par conséquent aux savanes guinéo-oubanguiennes, elles-mêmes très souvent en mosaïque du fait des îlots forestiers et des galeries riveraines denses qui s'y trouvent. Les mosaïques congolaises et katangaises ont été considérées comme des savanes dans leur ensemble.

La distinction entre les savanes congolaises et katangaises repose sur les différences entre les peuplements de types, non sur des arguments botaniques; tout au moins, AUBREVILLE & coll. (1959) ne les distinguent-ils pas.

NIAYES, PALMERAIES COTIERES DU SENEGAL (16 n)

Végétation à dominante de palmiers à huile (*Elaeis guineensis*), dans les bas-fonds argileux interdunaires, en région côtière, sous l'influence du climat marin; l'eau est retenue dans le sol ou sous forme de mares et de cours d'eau temporaires; hygrométrie atmosphérique élevée sous la galerie boisée.

Pluviométrie annuelle de 600-700 mm, identique à celle de la zone avoisinante qui est une savane boisée subtropicale nord-soudanienne; sous la palmeraie, microclimat se rapprochant du subéquatorial guinéen.

Le décalage microclimatique des niayes par rapport à la savane environnante rentre dans le cadre des différences entre les galeries boisées et le reste de la région où elles sont situées, c'est-à-dire qu'en formation fermée le microclimat est analogue à une formation ouverte recevant aux environs de 250 mm de supplément de pluies annuelles.

Les galeries de niayes sont relativement étroites, de 50.m en moyenne de largeur; elles sont cependant relativement rapprochées et constituent tout un réseau; la végétation caractéristique s'arrête brusquement dès qu'apparaît le sable de dune et cède la place à la végétation nord-soudanienne, qui se présente donc en mosaïque entre les palmeraies côtières. L'ensemble de la zone s'étend en principe de Dakar à Saint-Louis, sur une bande côtière de 10-15 km de large; ce sont les palmeraies comprises dans la savane nord-soudanienne qui représentent les niayes à microclimat subéquatorial guinéen (à longue saison sèche), c'est-à-dire de Dakar jusqu'au nord du lac Tanma; plus au nord, dans la steppe sud-sahélienne, les galeries de palmiers sont beaucoup plus claires et ne déterminent pas le même microclimat.

OASIS RIVERAINES SAHELIENNES

Il s'agit de formations végétales relativement denses, sur la zone d'inondation des grands fleuves (Sénégal, Niger, Logone, Chari), ou sur le pourtour des grands lacs. Les conditions locales permettent la survie de tiques dont la distribution normale correspond à des zones de végétation beaucoup plus méridionales, équivalentes alors des savanes boisées tropicales nord-soudanienues.

OASIS RIVERAINES SOMALIENNES

Les formations riveraines des grands fleuves et de leurs affluents dans la presque île somalienne (Djuba, Shebeli, Omo) sont entièrement équivalentes des oasis riveraines sahéliennes, compte tenu des différences de faune et de flore; les espèces dont la présence est ainsi rendue localement possible ont leur distribution normale dans les parties les plus humides des steppes boisées xérophytes masai ou à la périphérie des steppes boisées équatoriales d'altitude.

PRAIRIES DE MONTAGNE EQUATORIALES DU KIVU-RWANDA (5 k)

Altitude de 1.800 à 2.500 m; pluviosités annuelles de 1.000 à 2.000 mm.

Tapis graminéen haut (1 m) à Themeda triandra, Loudetia simplex, L.kagerensis, Brachiaria sp.

Le type pur se trouve sur les hauteurs du Kivu et du Rwanda-Burundi; il est associé aux forêts sempervirentes de montagne dans les communautés afro-alpines de la même région, mais il se situe en moindre altitude.

En ce qui concerne les espèces de tiques présentes, il n'est pas possible de distinguer les prairies de montagne des communautés de montagne qui y sont incluses dans le massif du Kivu et du Rwanda. D'autre part, si les communautés de montagne du Kenya et du Kilimandjaro sont du type afro-alpin (4), les communautés plus au sud sont du type indifférencié (3), à mosaïques de prairies et forêts d'altitude. C'est pourquoi, dans l'optique de ce travail, il a paru suffisant de réunir toutes les formations situées sur les massifs montagneux africains sous une désignation plus générale telle que communauté de montagne intertropicale, sur la carte de végétation comme dans les tableaux récapitulatifs sur la distribution.

PRAIRIES DE MONTAGNE SUBTROPICALES D'ETHIOPIE (5 e)

Altitude d'au moins 2.500 m. Climat tropical chaud; température du mois le plus froid supérieure à 15°C; saison sèche de longue ou moyenne durée, à 100-150 ou 150-200 jours biologiquement secs par an.

Tapis graminéen de moins de 1 m de hauteur, à Pennisetum schimperi, P.clandestinum, Hyparrhenia hirta, H.schimperi, Andropogon abyssinicus, Exotheca abyssinica.

Les régions d'altitude du sud-ouest de l'Arabie (Yemen, Hadramaut), sont très comparables au plateau éthiopien, mais le climat présente une variante, avec deux saisons sèches annuelles.

Sur les prairies d'altitude d'Ethiopie et du Yemen, les pluviosités annuelles vont de 500 à 1.000 mm; elles peuvent atteindre 2.000 mm sur le massif occidental d'Ethiopie.

A l'intérieur des prairies de montagne d'Ethiopie existent des îlots plus ou moins étendus de forêt dense sempervirente de montagne (1), à peine représentée dans les formations d'altitude au sud de l'Equateur (Ngorongoro en Tanzanie, Zoutpansberg au Transvaal); cet élément caractéristique renforce la distinction à faire d'avec les prairies de montagne du Kivu-Rwanda.

PRAIRIES TEMPEREES AUSTRALES DU HIGH VELD (6 h)

Altitude de 1.500 à 2.000 m. Climat tropical tempéré moyen, à 100-150 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 625-750 mm; plus de 90 jours de gel par an, jusqu'à plus de 120 jours sur le Drakensberg.

Tapis graminéen à Themeda triandra, Tristachya hispida, Heteropogon contortus, Trachypogon spicatus, Eragrostis racemosa; ce tapis constitue le short grass ou sweet grass; la composition est la même que dans le low veld, mais ici le gazon est touffu et court. Cette formation occupe le centre et le sud-est du Transvaal, l'est de l'Orange et le Botswana.

Au milieu des prairies du high veld émergent plusieurs petits massifs montagneux couverts de forêt dense pré-tropicale, qui se prolongent d'ailleurs dans le Karroo côtier et le maquis du Cap (Knysna); du point de vue des tiques associées, ces îlots forestiers ne se différencient en rien de la faune des tiques du high veld.

PRAIRIES TEMPEREES AUSTRALES DU LOW VELD (6 1)

Altitude de 600 à 1.500 m. Climat tropical tempéré moyen ou atténué, à 100-150 jours ou à 40-100 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 625-750 mm; de 0 à 60 jours de gel par an en fonction de l'altitude, jusqu'à 90 jours sur le Drakensberg.

Cette formation existe dans la plus grande partie du Natal (sauf le Zululand), dans le Transkei, ainsi qu'au sud-est de la province du Cap.

Tapis graminéen à Themeda triandra, Tristachya hispida, Heteropogon contortus, Trachypogon spicatus, Eragrostis racemosa; ce tapis constitue le tall grass; la composition en est la même que dans le high veld, mais ici la couverture est haute; le passage existe d'ailleurs entre ces deux formations à mesure qu'augmente l'altitude.

Lors de la transition avec le faux Karroo existe une formation intermédiaire en mosaïque, nommée Fish river bush, où le low veld occupe les hauteurs et le faux Karroo, les vallées (cf. les commentaires sur l'habitat de Haemaphysalis silacea).

PRAIRIES TEMPEREES AUSTRALES DU MIDDLE VELD (6 m)

Altitude de 1.250 à 2.000 m. Climat tropical tempéré accentué, à 150-200 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 500 à 625 mm; de 60 à 90 jours de gel par an.

Tapis graminéen à Eragrostis lehmanniana, Themeda triandra, Cymbopogon plurinodis; ce tapis constitue le mixed grass; il se retrouve au sud-ouest du Transvaal, au centre et au nord de l'Orange.

La zone de passage entre le middle veld et la savane boisée australe (thorn veld) ou la steppe du faux Karroo, est composite et se présente en mosaïque; au-dessous de 1.500 m, le middle veld se trouve en hauteur, le thorn veld ou le faux Karroo dans les vallées.

SAHARA

- Sahara typique : cf. désert du Sahara (32 s)
- steppes subdésertiques : cf. steppes subdésertiques saharo-sahéliennes (31 sa)
cf. steppes subdésertiques saharo-méditerranéennes (voir région paléarctique)
- sahel saharien : cf. steppes boisées xérophytes sahéliennes-nord (25 sn)

SAHEL

- sahel maghrebin : bande côtière méditerranéenne
- sahel saharo-soudanien : cf. steppes boisées xérophytes sahéliennes-nord, sahel saharien (25 sn)
cf. steppes boisées xérophytes sahéliennes-sud, sahel soudanien (25 ss)

SAVANES

Tapis graminéen à espèces vivaces, hautes d'au moins 80 cm, atteignant jusqu'à 3-4 m, à feuilles basilaires et caulinaires; les graminées sont constituées en touffes isolées, mais les tiges en pleine croissance forment un tapis plus ou moins continu qui couvre les plantes grasses; cette végétation est ordinairement brûlée chaque année; les arbres et les arbustes

qui participent à cette formation sont résistants au feu.

Du point de vue climatique, les savanes sont soumises à une saison sèche plus ou moins longue.

La savane de type pure n'existe que dans des régions limitées; elle participe ordinairement à un complexe herbo-arboré, à tapis graminéen vivace. L'association avec des éléments ligneux donne une savane boisée ou une forêt claire; ces termes expriment le caractère moyen d'une zone, sans définir son aspect sur une aire particulière, alors que toutes les gradations sont possibles entre les deux faciès désignés ci-dessus; le terme de savane-parc (park land) présente le même sens général.

Suivant la taille et la densité des éléments ligneux, il existe plusieurs types de savanes boisées :

- savane herbeuse graminéenne, sans arbres (tend à la prairie permanente en altitude, comme dans les zones tempérées)
- savane arbustive (tend aux fourrés denses, par réduction du tapis graminéen et extension de la couverture)
- savane boisée ouverte, à arbres distants; faciès moyen (tend à la forêt claire et humide)
- forêt claire humide à couvert fermé et tapis graminéen d'importance secondaire (équilibre naturel de la zone).

SAVANES BOISEES EQUATORIALES ORIENTALES D'ALTITUDE (16 v)

Type d'altitude relativement humide, autour du lac Victoria, entre 1.000 et 1.800 m (sauf au sud et au sud-est). Pluviosités annuelles de 1.000 à 2.000 mm.

Espèces ligneuses analogues à celles des savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes.

Tapis graminéen à Hyparrhenia rufa, H.filiopendula, H.dissoluta, H.cymbaria, Themeda triandra, Loudetia arundinacea, L.kagerensis.

Cette formation se retrouve en Uganda, au Kenya (est et ouest du massif montagneux central), au Rwanda-Burundi, au nord-ouest de la Tanzanie au sud du Sudan.

Le voisinage de ces savanes victoriennes d'altitude avec la forêt ombrophile d'une part, avec les massifs montagneux du Kivu-Rwanda et du Kenya, enfin avec les steppes masai, font que la faune de cette zone est très riche en espèces de tiques par ailleurs représentatives de zones extrêmement différentes les unes des autres.

SAVANES BOISEES SUBEQUATORIALES ANGOLIENNES (16 a)

Altitude de 1.000 à 1.800 m, sur les pentes du plateau angolien entre Benguela et le Congo. Climat relativement humide à 1.250-1.500 mm de pluies par an.

La végétation arborée est analogue à celle des savanes boisées subéquatoriales guinéo-oubanguiennes.

Le tapis graminéen à Hyparrhenia bracteata, H. rufa, H. dissoluta.

Ces savanes sont rattachées du point de vue de la faune à la savane subtropicale angolienne du plateau.

Les savanes subéquatoriales angoliennes représentent du point de vue de la faune des tiques associées un secteur original, puisqu'il peut se caractériser par deux taxons propres (Rhipicephalus evertsi mimeticus, Rh. duttoni), un troisième commun avec les savanes oubanguiennes (Amblyomma astrion), un quatrième enfin commun aux savanes subtropicales angoliennes et au secteur katangais des savanes rhodésiennes (Amblyomma poraposum). Ces espèces se retrouvent dans les savanes tropicales côtières de faible étendue. Pour cette raison, savanes côtières et subéquatoriales angoliennes ont été confondues sur la carte en une seule zone.

Les savanes tropicales côtières de l'Angola, bien que climatiquement distinctes des savanes subéquatoriales, correspondent aux aires d'extension des mêmes espèces de tiques. Ces deux zones ont pour cette raison été confondues sur la carte de végétation.

SAVANES BOISEES SUBEQUATORIALES CONGOLAISES (16 c)

La mosaïque forêt-savane du cours inférieur du Congo d'AUBREVILLE & coll. (1959) est ici considérée comme savane (voir les commentaires sur la mosaïque guinéo-oubanguienne) et distinguée des savanes voisines katangaises sur des motifs de faunistique basée sur la distribution des tiques, d'affinités angoliennes.

SAVANES BOISEES SUBEQUATORIALES GUINEO-OUBANGUIENNES (16 g, 16 ou)

Type relativement humide non différencié de basse ou moyenne altitude, jusqu'à 500 m dans les savanes guinéennes, de 500 à 1.000 m dans les savanes oubanguiennes.

Climat tropico-équatorial chaud atténué, à 40-100 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 1.250-1.500 mm réparties en

7-8 mois pluvieux; en Guinée et Sierra-Leone, les pluviosités atteignent ou dépassent 2.000-2.500 mm, mais il existe de 6 à 8 mois sans pluie par an, ce qui donne un climat de type tropical, malgré son humidité.

Ces savanes sont caractérisées par l'absence des genres Isoberlinia, Julbernadia et Combretum; les essences les plus représentatives sont alors Daniellia oliveri, Lophira lanceolata, Piliostigma thonningi.

Tapis graminéen à dominante d'Hyparrhenia (H.diplandra, H.subpilosa, H.rufa, H.cyanescens, H.chrysargea), avec accompagnement de Pennisetum purpureum, Loudetia arundinacea, Imperata cylindrica, Andropogon pseudapricus, A.gyanus, A.tectorum.

Les savanes guinéennes (16 g) existent de Guinée jusqu'à l'Adamaoua, en faible altitude, la végétation côtière du Sénégal au nord de la Gambie peut en être considéré comme un prolongement, y compris les palmeraies des niayes. Les savanes oubanguiennes (16 ou) sont situées en semi-altitude, de l'Adamaoua au Nil et occupent toute la dorsale oubangui-charienne. Le passage des savanes oubanguiennes aux savanes subéquatoriales d'altitude se fait au sud du Sudan et en Uganda, au niveau des zones d'inondation du Haut-Nil, de la pointe nord du lac Albert et des massifs montagneux de Torit.

SAVANES BOISEES SUBEQUATORIALES KATANGAISES (16 k)

La mosaïque forêt-savane du cours supérieur du Kasai et du Congo selon AUBREVILLE & coll. (1959) est désignée ici comme savane, et distinguée des savanes congolaises voisines; la faune des tiques y montre une parenté nette avec la faune de Zambie et du Katanga.

SAVANES BOISEES SUBTROPICALES ANGOLIENNES (19)

Climat tropical chaud moyen, à 100-150 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 1.000 à 1.500 mm, réparties sur plus de 6 mois pluvieux. Altitude de 900 à 1.500 m.

Essences dominantes : Marquesia acuminata, Cryptosepalum pseudotaxus et Guibourtia coleosperma; cette formation constitue en forêt claire le myombo occidental, sur sable de Kalahari. Au sud-est existent des étendues plus ou moins importantes de forêts denses sèches, à Baikiaea (type 10).

Tapis graminéen à dominante de Loudetia : L.simplex, L.superba, L.dentispica, L.lanata.

Sur les plateaux où affleure le sable de Kalahari, la savane boisée angolienne est remplacée par une steppe herbeuse (type 24); ces steppes existent au nord, notamment entre les bassins du Kwango et du Kwilu, ainsi qu'au nord-est et au sud-est, dans la zone d'affrontement des savanes angoliennes et des savanes rhodésiennes, enchevêtrées au sud-est avec la forêt à Baikiaea.

Les savanes angoliennes occupent la totalité du plateau de l'Angola et se retrouvent à l'ouest de la Zambie (ouest du Barotseland), et au Katanga, à l'ouest de la Lufira.

SAVANES BOISEES SUBTROPICALES RHODESIENNES (18)

Climat tropical chaud moyen, à 100-150 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 1.000 à 1.500 mm sur la plus grande partie des savanes, réparties sur plus de 6 mois pluvieux; au sud-est de la Tanzanie (au sud de la Rufiji), au nord du Mozambique, au sud-ouest de la Zambie et en Rhodésie les pluviosités annuelles sont de 500-1.000 mm, réparties sur 3-6 mois.

Dans les régions humides, l'altitude moyenne dépasse 1.000 m; dans les régions plus sèches, cette altitude est comprise entre 300 et 1.300 m.

La forêt claire constitue le myombo oriental, dont les essences typiques sont : Brachystegia spiciformis, B.boehmi, Julbernardia globiflora et J.paniculata; la forêt claire occupe habituellement les hauteurs, tandis que les vallées des fleuves peuvent être dépourvues d'arbres; entre ces deux formations peut exister une zone de passage à Monotes sp., Terminalia sp., Combretum sp. (présente dans les savanes sud-soudaniennes).

Tapis graminéen à dominante d'Hypparrhnia : H.dissoluta, H.diplandra, H.filipendula.

L'ensemble des savanes rhodésiennes ne présente pas la même uniformité que les savanes du plateau angolien; dans les formations typiques, il existe déjà des modifications de faciès entre les hauteurs et les vallées; d'autre part, les formations voisines poussent des infiltrations parfois très importantes : c'est le cas des savanes boisées tropicales australes, qui occupent le bassin du Zambèze, de la Lwangwa, la plaine d'inondation de la Kafue (Zambie), ainsi que les bassins du Lurio et de la Rovuma au Mozambique. Ce phénomène entraîne l'isolement notable de deux régions importantes des savanes rhodésiennes; il s'agit de l'îlot de savanes subtropicales du centre de la Rhodésie et de l'est de la province de Manica e Sofala (Mozambique); un deuxième fragment important existe sur la côte, dans la province d'Inhambane (Mozambique); c'est le Zambèze et le Save qui déterminent l'isolement de ces îlots.

Il existe également un certain nombre d'enclaves réduites, surtout au nord-est des savanes rhodésiennes, au Katanga; il s'agit de forêts-galeries dérivées de la forêt dense humide équatoriale, le long de la Lufira et de la Lualaba. Dans les régions où apparaît à nu le sable de Kalahari, la savane boisée est remplacée par de la steppe herbeuse; le phénomène est surtout net au Katanga et au sud-ouest de la Zambie.

SAVANES BOISEES SUBTROPICALES SUD-SOUDANIENNES (17)

Zone de basse altitude, ne dépassant pas 500 m en moyenne. Climat tropical chaud moyen, à 100-150 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 1.000-1.250 mm réparties sur 4-6 mois.

Essences dominantes : Isoberlinia doka, I.dalzielii, Monotes kers-tingi (sur pentes érodées), Uapaca togoensis (en bosquets), Terminalia macroptera, T.laxiflora (dans les dépression argileuses mal drainées). Les forêts claires en type pur sont de surface réduite et dépassent rarement plusieurs kilomètres carrés; les espaces intermédiaires sont occupés par des savanes ouvertes ou par des cultures; le long des cours d'eau apparaissent des remontées de forêts équatoriales humides; dans les vallées larges existent parfois des bandes de savanes à Borassus.

Tapis graminéen à dominante d'Andropogon : A.gyanus, A.pseudapricus, A.tectorum, A.chevalieri; accompagnement de Hyparrhenia diplandra, H.filipendula, H.confinis, H.subplumosa, H.rufa.

Les savanes boisées sud-soudaniennes se présentent approximativement comme une bande continue d'ouest en est, depuis la Haute-Gambie et la Haute-Casamance au Sénégal jusqu'à la rive fauche du Nil Blanc; en Afrique centrale, il n'existe pas de différences notables par rapport au type guinéen, car les altitudes sont analogues; la dorsale oubangui-charienne est recouverte par les savanes subéquatoriales, tandis que les savanes subtropicales occupent les pentes de ce massif de faible altitude, qui retombent soit sur le bassin du Logone-Chari, soit sur le bassin du Nil.

SAVANES BOISEES TROPICALES AUSTRALES (20-22)

Altitude au minimum de 200-500 m, pouvant dépasser 1.500 m. Climat tropical chaud, moyen ou accentué, à 100-150 ou 150-200 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 500-750 mm dans les zones d'altitude, de 250-500 mm en semi-altitude; d'un point de vue général, type climatique sec analogue au type nord-soudanien.

Essences caractéristiques : Adansonia digitata, Sclerocarpa caffra, Acacia nigrescens, Combretum sp., Terminalia sp.; ces espèces entrent dans la composition de la forêt claire tropicale australe typique, qui occupe généralement les hauteurs (20); son existence accompagne les valeurs pluviométriques les plus fortes observées pour l'ensemble de la zone.

Dans les vallées des grands fleuves (Limpopo, Save, Zambèze, Lwangwa, Cuncene), et sur tous les sols mal drainés, apparaît Colophospermum mopane, dont les frondaisons s'élèvent à 10-15 m, et réduisent les étages inférieurs de la végétation; il est associé à Kirkia acuminata, Adansonia digitata, Combretum sp., Terminalia sp., Acacia sp.; c'est sur les savanes tropicales australes à mopané que les pluviosités sont les plus faibles, par rapport à l'ensemble des savanes tropicales; elles correspondent d'ailleurs aux zones basses (22).

Ces formations sont dénommées en Afrique australe respectivement bush veld, bankenveld (savanes typiques), Limpopo veld (savanes à mopané).

Tapis graminéen à dominante de Eragrostis rigidior accompagné de Brachiaria nigropedata; ce tapis est associé avec les savanes boisées typiques (20) et avec les savanes boisées à mopané (22) du bassin du Limpopo et du Save. Le tapis graminéen des savanes boisées à mopané du bassin du Zambèze et de la Lwangwa est à dominante d'Aristida : A.meridionalis, A.graciliflora, A.adscensionis, avec accompagnement de Eragrostis viscosa.

Les savanes boisées tropicales australes typiques (20) se retrouvent au centre du Transvaal (bankenveld, 20), au Mozambique (provinces de Manhica e Sofala, d'Inhambane : 20 t; bassins du Lurio et de la Rovuma, bande côtière au nord de Quelimane jusqu'à l'embouchure de la Rovuma : 20), en Tanzanie (bassin de la Rufiji : 20 c), au nord-est du Botswana (20), au sud-est de l'Angola (20 a).

Les savanes boisées tropicales à mopané (22) existent au nord du Transvaal (Limpopo veld), au Mozambique (bassins du Limpopo, du Save et du Zambèze), au Botswana (est), en Namibie (nord), en Angola (sud-ouest), sur le plateau zambien (bassin du Zambèze, de la Lwangwa).

La faune des tiques offre peu de différences entre les savanes boisées tropicales australes typiques et celles à mopané. Il a été jugé cependant nécessaire de distinguer au moins le bankenveld du Transvaal (20 t), car il constitue une zone de transition entre les savanes tropicales, où se retrouve une partie de la faune rhodésienne, et celle des prairies d'altitude et du Karroo, de type austral; il y a donc à ce niveau chevauchement de deux aires faunistiques subrégionales; ainsi, selon la distribution majeure d'une espèce, les savanes tropicales australes, et surtout le secteur transvaalien, peuvent se comprendre comme un prolongement de la sous-région australe ou de la région orientale de la région éthiopienne.

SAVANES BOISEES TROPICALES D'ETHIOPIE A OXYTENANTHERA (21)

Altitude de 500 à 1.500 m, à l'ouest du massif éthiopien. Type climatique moyen, de 500 à 1.000 mm de pluies annuelles.

La forêt claire est constituée par des petits arbres à feuilles caduques, Boswellia papyrifera, Combretum sp., Terminalia sp., Maytenus sp.; l'élément caractéristique est constitué par les bambousaies à Oxytenanthera; il existe une couche végétale inférieure de sous-arbrisseaux et d'herbes vivaces.

Tapis graminéen à dominante d'Hyparrhenia : H.filipendula, H.arrhenobasis, H.elongata, H.rufa, H.cymbaria, H.altissima.

Les savanes boisées à Oxytenanthera tiennent la place à l'ouest du massif éthiopien des fourrés sempervirents de l'est du massif. Au milieu des savanes existent des enclaves d'importance variable, de forêts denses sempervirentes de montagne subtropicales, ou de steppes boisées xérophytes.

SAVANES BOISEES TROPICALES NORD-SOUDANIENNES (20 n)

Altitude faible ne dépassant pas 500 m. Climat tropical chaud accentué, à 150-200 jours biologiquement secs par an; climat relativement sec, à pluviosités annuelles de 750-1.000 mm répartis sur 3-4 mois pluvieux.

Essences dominantes : Adansonia digitata, Bombax sp., Sterculia sp., Terminalia sp., Pterocarpus erinaceus, Combretum glutinosum; sur argile, Acacia polyacantha, A.sieberiana.

Tapis graminéen à dominante d'Andropogon : A.gyanus, A.pseudapricus, A.chevalieri, A.tectorum; au nord, le passage vers les steppes xérophytes fait apparaître Conchrus biflorus, qui supplante alors les Andropogon.

Les savanes boisées tropicales nord-soudaniennes existent du Sénégal jusqu'au Nil Blanc (sud-ouest du Sudan, nord-est de l'Uganda).

STEPPES

Tapis végétal à dominante de graminées annuelles, avec touffes de graminées vivaces espacées; ces dernières sont à feuilles surtout basales et ne dépassent pas 80 cm de hauteur en pleine végétation. La tendance à l'incendie du tapis est moindre que dans le cas de la savane, car il est détruit beaucoup plus tôt et présente une masse moindre de tiges et de feuilles sèches après la fructification.

Les steppes sont soumises dans leur ensemble à un climat typiquement tropical, à longues saisons sèches, d'au moins 7-8 mois.

Les essences arbustives ou arborées sont du type xérophYTE; la distribution de la végétation ligneuse est éparse en général, mais peut devenir plus dense dans certaines conditions (bas-fonds, zone riveraine de cours d'eau). La forêt dense sèche existe rarement à l'état pur, de même que la steppe pure d'ailleurs. Sur la plus grande partie de la zone, c'est un complexe herbo-arboré qui domine, à tapis graminéen annuel, ce qui la différencie des savanes boisées.

Suivant la taille et la densité des éléments ligneux, il existe plusieurs types de steppes :

- steppe herbeuse graminéenne, sans arbres (disparition totale en saison sèche)
- steppe buissonnante (seuls subsistent les buissons en saison sèche; tend au faciès de lande)
- steppe arbustive (seuls subsistent les petits arbres en saison sèche; tend au faciès des garennes)
- steppe boisée ouverte (seuls subsistent les éléments arborés en saison sèche; tendance au faciès de forêt claire sèche)
- forêt claire sèche, à couvert plus ou moins fermé, à tapis graminéen d'importance secondaire en saison pluvieuse (équilibre naturel de la zone).

STEPPES BOISEES XEROPHYTES AUSTRALES DU KALAHARI (25 k, 25 k1, 25 k2) (thorn veld)

Altitude de 500 à 1.500 m. Climat subdésertique chaud atténué, à 200-250 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 250-500 mm, réparties sur moins de 2-4 mois. Climat très comparable à celui des steppes sahéliennes sud.

Essences dominantes : Acacia haematoxylon, A.unicata, A.giraffae, Commiphora sp., Rhus lancea, Croton gratissimus, Boscia albitrunca, Grewia flavia.

Tapis graminéen à Eragrostis rigidior, E.lehmanniana, Anthephora pubescens, Aristida uniplumis, A.amabilis.

Cette formation est constituée en une surface homogène au centre du Kalahari; elle recouvre la plus grande partie du Bechuanaland, la moitié de la Namibie, le nord de la province du Cap; elle émet quelques prolongements à l'ouest du Transvaal, dans les zones les plus basses, alors que les hauteurs sont recouvertes par de la steppe boisée tropicale australe; le même phénomène se produit vis-à-vis de la prairie de montagne du middle veld, au sud-ouest du Transvaal et au nord-ouest de l'Orange. La différence entre le Kalahari moyen (25 k1) et le Kalahari accentué (25 k2) réside dans la longueur de la saison pluvieuse (3-4 mois ou moins de 3 mois).

STEPPES BOISEES XEROPHYTES MASAI (25 m)

Altitude de 500 à 1.200 m. Climat subdésertique chaud atténué, à 200-250 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 500-750 mm réparties sur 3-4 mois pluvieux.

Eléments arborés à feuilles caduques ou épineux, en distribution éparse ou rassemblées en forêts claires ou en galeries; genres représentatifs: Acacia sp., Commiphora sp.

Tapis graminéen à dominante de Chloris roxburghiana.

Le voisinage des steppes masai avec les savanes boisées subéquatoriales d'altitude met en présence deux végétations et deux types climatiques contrastés, qui se distribuent à leur zone limite en fonction de la configuration géographique, des bassins fluviaux et de l'altitude des massifs montagneux du Kenya et de Tanzanie. Cette absence de transition est particulière à la région considérée; ailleurs en Afrique, et notamment dans l'Ouest-Africain, il existe une ou deux zones intermédiaires entre les steppes xérophytes et les savanes subéquatoriales, en l'occurrence, toujours dans l'Ouest-Africain, les savanes tropicales nord-soudaniennes et les savanes subtropicales sud-soudaniennes.

Ce phénomène permet de comprendre les possibilités de confusion au sujet de l'origine exacte des tiques prélevées sur les animaux domestiques et sauvages qui ont l'occasion de se déplacer entre les steppes et les savanes proches d'Afrique orientale; un même hôte pourra présenter simultanément des tiques récoltées dans ces deux zones de végétation très différentes.

En Tanzanie existe dans la zone d'Usukuma-Serengeti une steppe de faible étendue, dont les conditions sont intermédiaires entre celles des steppes masai et celles des savanes rhodésiennes; elle est figurée sur la carte (25 v), mais ne fait pas l'objet d'une rubrique spéciale; elle est peuplée simultanément des tiques caractéristiques des deux zones précitées.

STEPPE BOISEES XEROPHYTES SAHELIENNES NORD (25 sn)

Altitude faible de 0 à 500 m; climat subdésertique chaud accentué, à 250-300 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 250-500 mm réparties sur moins de 3 mois.

Arbres caractéristiques : Acacia seyal, Balanites aegyptiaca, Commiphora sp.

Tapis graminéen à dominante de Cenchrus : C.biflorus, C.ciliaris, accompagnement de Eragrostis tremula, E.pilosa, Aristida pallida, A.longiflora, A.mutabilis.

Les steppes sahéliennes nord existent depuis la Mauritanie jusqu'au Nil Blanc; elles sont traversées par la végétation riveraine de la boucle du Niger et du nord du lac Tchad.

STEPPE BOISEES XEROPHYTES SAHELIENNES SUD (25 ss)

Altitude de 0 à 500 m. Climat subdésertique chaud atténué, à 200-250 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 500-750 mm réparties sur 3-4 mois.

Arbres épineux ou à feuilles caduques, à feuillage fin ou réduit; les éléments ligneux sont espacés ou réunis en galeries le long des cours d'eau; espèces dominantes : Acacia seyal, Commiphora sp., Balanites aegyptiaca, Faidherbia albida, Combretum cordofalum.

Tapis graminéen à Cenchrus biflorus, C.ciliaris, Aristida stipoides, A.mutabilis, A.pallida, A.longiflora, Eragrostis tremula, E.pilosa, Sporobolus variegatus, Schoenfeldia gracilis.

Les steppes boisées sahéliennes sud, ou sahel soudanien, existent depuis la Mauritanie et le Sénégal jusqu'au centre du Sudan (Nil Blanc); elles sont localement traversées par le bassin du Sénégal, le sud du lac Tchad avec l'embouchure du Logone et du Chari; toutes ces zones riveraines présentent alors une végétation caractéristique et un microclimat particulier, qui diffèrent des conditions générales de l'ensemble de la région.

STEPPE BOISEES XEROPHYTES SOMALIENNES (25 so)

Altitude de 200 à 1.000 m. Climat subdésertique chaud accentué, à 250-300 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 125-500 mm réparties sur moins de 3 mois.

La végétation arborée est constituée par les mêmes genres ou les mêmes espèces que dans le cas des steppes boisées sahéliennes nord, avec abondance de Acacia sp. et Commiphora sp.

Tapis graminéen à Chrysopogon aucheri quinqueplumis.

Les steppes somaliennes occupent la plus grande partie du Somali (Somalia-Somaliland), une partie de l'Ethiopie (Ogaden), le nord et l'est du Kenya; elles constituent des îlots autour du lac Natron (Kenya-Tanzanie) et au centre de la Tanzanie (Dodoma-Itigi).

STEPPE SUBDESERTIQUES DU FAUX KARROO (30, 30 k, 30 c)

Altitude entre 1.000 et 1.500 m; entre 1.500 et 2.000 m, sur une partie importante des districts de Richmond, Middelburg, Murraysburg, Graaff Reinet.

Climat subdésertique atténué, à 200-250 jours biologiquement secs par an; type tempéré à hiver froid, à 30-90 jours de gel par an; pluviosités annuelles de 250-500 mm, distribuées sur 2-4 mois.

Tapis graminéen à dominante d'Eragrostis : E.rigida, E.lehmanniana, E.obtusa, E.truncata, E.superba; ces espèces constituent le pâturage tendre de sweet grass, le sweet veld. Sur d'autres surfaces de la steppe, le tapis est con situé en tout ou en partie avec Danthonia disticha, Aristida congesta, A.diffusa; il s'agit alors du pâturage due à sour grass, le sour veld. Pour plus de détails au sujet des caractéristiques de chacun de ces pâturages, se reporter au microhabitat de Ixodes rubicundus.

Les steppes du faux Karroo constituent une transition entre le Karroo vrai et les prairies d'altitude de l'est de l'Afrique australe; ces différences proviennent des inégalités de pluviosités.

Le passage d'une zone à l'autre n'est pas continu, mais se traduit par une juxtaposition de fragments de végétation, plus ou moins étendus en surface en fonction de la configuration géographique, et qu'il est possible de rattacher à un type déterminé; c'est dans ce sens qu'est utilisé le terme de brokenveld, qui se trouve à l'est de la province du Cap et au sud-ouest de l'Orange, au voisinage des prairies du middle veld.

Le Fish river bush est constitué par l'intrication de steppes du faux Karroo dans les vallées et de prairies du low veld sur les hauteurs; ce type de paysage existe au sud-ouest de la province du Cap.

Dans son ensemble, le faux Karroo se présente comme une bande de direction nord-sud qui occupe l'est de la province du Cap, est séparé de la frontière du Transvaal et du nord de celle de l'Orange par les steppes

xérophytes australes, empiète sur le sud-ouest de l'Orange et se termine au sud, sous sa forme typique, lorsque l'altitude descend au-dessous de 1.000 m (30 a).

Il existe alors une région particulière, qui correspond au district de Aberdeen, au sud de Graaff Reinet, à l'ouest de Pearston, à Jansenville, à l'est de Steytlerville, à Uitenhage. Les différences d'avec le faux Karroo proviennent de la faible altitude, inférieure à 1.000 m, et à l'absence de gel au cours de l'année. La région citée s'insère entre le maquis du Cap et les prairies du low veld pour déboucher sur la côte de Uitenhage et de Port Elizabeth. Les documents consultés au sujet de la végétation ne proposent pas les mêmes définitions, pour THEILER (1948, 217), la constitution végétale ne serait pas distincte de celle du faux Karroo; sur la carte d'AUBREVILLE, DUVIGNEAUD, HOYLE, KEAY, MENDONÇA & PICHI-SERMOLLI (1959), il s'agit d'un prolongement de la mosaïque côtière forêt-savane, à base principalement de savanes boisées tropicales australes. Du point de vue de la distribution des tiques, cette aire particulière semble plutôt se rattacher au faux Karroo; c'est comme subdivision de celui-ci qu'elle est figurée sur la carte de végétation (30 c).

STEPPE SUBDESERTIQUES DU KARROO (29)

Altitude de 500 à 1.500 m; le Karroo proprement dit constitue une dépression inférieure à 1.000 m, et parallèle à la côte sud de la province du Cap; une autre dépression existe au nord-ouest, traversée par le cours du fleuve Orange et par les frontières sud et sud-est de la Namibie. Les conditions générales sont cependant analogues entre ces dépressions et le massif de semi-altitude situé au centre de la province du Cap; l'ensemble peut donc être considéré comme une région homogène.

Climat subdésertique accentué, à 250-300 jours biologiquement secs par an; type tempéré à hiver froid, à 30-90 jours de gel par an; pluviosités annuelles de 125-250 mm réparties sur moins de 2 mois.

Couverture végétale à plantes basses vivaces, espacées, de la taille d'un arbrisseau ou d'un sous-arbrisseau : Pentzia sp., Chrysocoma tenuifolia, Euryops multifidus, Rhizogonum trichotomum; sur sol salin, Salsola sp., Atriplex sp.; il existe également quelques petits arbres, Acacia mellifera detinens, A. nebrowni.

Tapis graminéen à dominante d'Aristida : A. obtusa, A. ciliata, A. uniplumis, A. curvata; présence secondaire de Enneapogon scaber, E. brachytachyus; les plantes annuelles prospèrent seulement quelques semaines.

Le vrai Karroo occupe le centre de la province du Cap et se poursuit au nord-ouest, dans la Tanzanie; il est en contact au nord-ouest avec le désert du Namib, à l'ouest avec la steppe à végétation succulente (qui contient d'ailleurs une enclave importante de vrai Karroo au centre du Namaqualand), au sud avec le maquis du Cap, à l'est avec le faux Karroo, au nord, avec les steppes boisées xérophytes australes.

STEPPE SUBDESERTIQUES SAHARIENNES, SAHARO-SAHELIENNES (31 sa)

Depuis le niveau de la mer jusqu'à 1.700-1.800 m d'altitude. Climat subdésertique chaud accentué, à 250-300 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles de 125-250 mm, réparties sur moins de 2 mois.

Couverture arborée éparse, à Acacia seyal, A.raddiana, Capparis spinosa, Ficus salicifolia.

Tapis graminéen à dominante d'Aristida : A.pungens, A.plumosa, A.mutabilis, A.funiculata; présence secondaire de Cenchrus biflorus, C.ciliaris, Panicum turgidum.

Les steppes subdésertiques saharo-sahéliennes forment la transition entre les steppes boisées xérophytes sahéliennes nord et les steppes désertiques du Sahara; elles constituent une bande continue d'ouest en est, depuis la Mauritanie jusqu'aux rivages de la mer Rouge; elles présentent vers le nord plusieurs prolongements, sur les massifs montagneux sahariens de l'Adrar des Ifoghas, de l'Aïr et de l'Ennedi. La végétation saharo-sahélienne s'élève sur ces massifs jusqu'à 1.800 m; elle est remplacée au-dessus par la steppe subdésertique saharo-méditerranéenne, qui présente ainsi des enclaves extrêmement éloignées de la localisation normale de ces steppes.

STEPPE SUBDESERTIQUES SOMALIENNES (31 so)

Type voisin des steppes subdésertiques saharo-sahéliennes; ces formations constituent des îlots distincts le long de la côte d'Erythrée, de la Côte des Somalis, de la côte du Somali-Somalia; il en existe également une grande surface à l'intérieur des steppes somaliennes du nord et du nord-est du Kenya, autour du lac Rodolphe et du cours moyen de la Tana.

Le tapis graminéen est dominé par les Chrysopogon sp. au Kenya et au Somali-Somalia, notamment par Ch.aucheri quiqueplumis; en Erythrée, à l'est de l'Ethiopie et sur la Côte des Somalis, ce sont les Aristida sp. qui jouent ce rôle, exactement comme dans les steppes subdésertiques saharo-sahéliennes.

STEPPE SUBDESERTIQUES SUD-OCCIDENTALES DU KAOKOVELD (31 k)

Altitude de 500 à 1.500 m. La steppe du Kaokoveld borde à l'est la bande côtière désertique du Namib, entre Walvis et Moçamedes; elle constitue comme un prolongement, à partir du sud, des steppes subdésertiques du Karroo, au nord du tropique du Capricorne.

Climat subdésertique, à longue saison sèche, à 250-300 jours biologiquement secs par an.

Couverture arborée et buissonnante éparse, à Acacia sp., Commiphora sp., Welwitschia bainesi, Zygophyllum stapfi; ces deux dernières espèces sont très caractéristiques de la zone.

Tapis graminéen à dominante d'Aristida : A. hochstetteriana, A. uniplumis; présence secondaire de Stipa namaquensis, Panicum lanipes.

Les steppes subdésertiques du Kaokoveld peuvent être considérées comme l'équivalent intertropical des steppes subdésertiques du Karroo, situées au sud du tropique du Capricorne, et donc de tendance tempérée; malgré leurs faibles étendues, ces steppes, dans leurs analogies et leurs différences, sont l'analogue des steppes subdésertiques saharo-sahéliennes et saharo-méditerranéennes qui, de part et d'autre du tropique du Cancer, traduisent l'adaptation de la flore et de la faune à la périphérie d'un désert considérablement étendu, soit en mode tropical typique, soit en mode pré-tropical où commencent à se manifester les tendances tempérées.

STEPPE A VEGETATION SUCCULENTE DU KARROO (28)

Altitude générale inférieure à 500 m, ne dépassant jamais 1.000 m. Climat subdésertique accentué, à 250-300 jours biologiquement secs par an; pluviosités annuelles inférieures à 125 mm; type tempéré, pouvant présenter jusqu'à 60 jours de gel par an.

Couverture végétale basse, dépassant rarement 40 cm de hauteur; les espèces caractéristiques appartiennent au genre Mesembryanthemum sensu lato; il existe également des euphorbes et des aloès; Acacia Karroo et Rhus viminalis se retrouvent le long des cours d'eau. Tapis graminéen à dominante de Ehrharta : E. calycina, E. capensis, avec absence caractéristique de Themeda triandra sur la bande côtière du Namaqualand; plus à l'intérieur, la dominante est à Aristida sp., comme dans les steppes subdésertiques du Karroo.

Les steppes à végétation succulente sont situées à l'ouest de la province du Cap; elles sont en contact au nord avec le désert du Namib, au sud avec le maquis du Cap, à l'ouest avec la côte Atlantique, à l'est avec les steppes subdésertiques du Karroo, qui émettent un prolongement au centre de la formation, sur la chaîne de semi-altitude, de 500 à 1.250 m.

les limites respectives des steppes succulentes et du Karroo vrai sont très contournées, tiennent compte des variations du relief, et se présentent sous forme de fragments plus ou moins importants qui constituent une mosaïque; il est cependant possible de reconnaître deux zones dans lesquelles les steppes à végétation succulente présentent leur maximum d'extension; il s'agit d'une part de la bande côtière qui va de l'embouchure de l'Orange au cap Columbina, limitée à l'est par une remontée du maquis du Cap et par les steppes du Karroo de la chaîne des petites montagnes du Namaqualand; le reste de la steppe à végétation succulente se présente plus à l'est, parallèlement à la bande côtière, s'étendant depuis le bassin du fleuve Orange dans l'angle est du district du Namaqualand, à travers le district de Calvinia (nord, centre, sud-est) jusqu'à Cerès (nord et est) et Lainsburg (sud et sud-ouest). Le facteur primordial intervenant dans la différenciation entre les steppes à végétation succulente et les steppes du Karroo est d'ordre pluviométrique et c'est la courbe isohyète moyenne des 125 mm qui établit cette limite.

VELD

- bankenveld : savane boisée tropicale australe (20)
- brockenveld : steppe subdésertique du faux Karroo (30)
- bush veld : savane boisée tropicale australe (20)
- high veld : prairie tempérée australe du high veld (6 h)
- Kaokoveld : steppe subdésertique sud-occidentale du Kaokoveld (31 k)
- Limpopo veld : savane boisée tropicale australe à mopané (22)
- low veld : prairie tempérée australe du low veld (6 l)
- mak bosveld : steppe boisée xérophyte australe (25 k)
- middle veld : prairie tempérée australe du middle veld (6 m)
- thorn veld : steppe boisée xérophyte australe (25 k)

DEUXIEME PARTIE

DISTRIBUTION SPECIALE

NUTTALLIELLIDAE Schulze, 1936NUTTALLIELLA Bedford, 1931NUTTALLIELLA NAMAQUA Bedford, 1931

(carte n° 1)

Cette très rare espèce est le seul représentant d'un genre et d'une famille. Celle-ci avait été primitivement placée entre les Argasidae et Ixodidae sensu lato (SCHULZE, 1936, 1-40). Mais THEILER (1962 : 25) range N.namagua parmi ses Ixodidae, c'est-à-dire dans les Ixodoidea, et non dans les Argasoidea. En effet, bien que la morphologie rappelle par beaucoup de traits celle d'un Argasidae par ses caractères primitifs (notamment l'articulation des articles des palpes), les possibilités de distension et l'augmentation de volume du corps au cours du repas s'accordent avec un rapprochement au voisinage des Ixodoidea. La biologie exacte de l'espèce n'est cependant pas connue.

N.namagua a été trouvée à quelques reprises par individus isolés dans les steppes xérophytes les plus sèches du Kalahari et dans le Karroo à végétation succulente, sous des pierres, ou en rapport avec un rongeur (Parotomys brantsi) ou un carnivore (Suricata suricata).

Dans l'état actuel des connaissances, N.namagua représente non pas un intermédiaire exact entre Argasoidea et Ixodoidea, mais un descendant d'Ixodoidea très primitif. La forme des palpes est d'ailleurs assez comparable à celle des mâles de Ceratixodes.

I X O D I D A E sensu stricto

IXODIDAE Schulze, 1938, 445; non Murray, 1877

Sous le terme de Ixodidae ne sont comprises que les espèces rattachées classiquement au genre Ixodes sensu lato. Tous les autres genres seront traités comme appartenant à la famille des Amblyommidae.

PREFERENCES D'HOTES

Les Ixodidae sensu stricto semblent originellement associés aux oiseaux et aux mammifères primitifs : marsupiaux et insectivores; le parasitisme très fréquent d'un certain nombre d'espèces, aux stades de larve ou de nymphe, sur des reptiles Lacertiliens ou Ophidiens, représente peut-être une manifestation d'un type de relations normales au début de l'évolution de certains genres.

Le cas le plus fréquent chez les Ixodidae sensu stricto endophiles est celui de la sélectivité; primitivement avec les insectivores (dans la litière végétale et le tapis de mousses), puis avec les rongeurs Myomorphes, apparus ultérieurement et qui ont relayé les premiers (ceux-là constructeurs de terriers). D'autre part, s'est développé le parasitisme sur les carnivores, à partir de celui sur insectivores. L'apparition des ongulés, associés aux formations végétales moins denses, a entraîné l'évolution vers la cryptophilie dans le tapis herbacé sous couvert arboré, ou vers une exophilie relative (exophilie sylvestre).

Chez les espèces sylvo-exophiles en fait ce sont les adultes surtout qui présentent un tropisme d'hôte envers les grands mammifères; chez les préimagos au contraire existent les possibilités les plus larges de parasiter mammifères et oiseaux disponibles. Au total les cycles seront du type télotrope, avec préimagos ubiquistes et adultes sélectifs des ongulés et carnivores. Suivant les conditions locales d'ailleurs, en fonction de l'humidité relative au niveau du tapis herbacé ou la moindre importance de la population des petits mammifères, ces Ixodidae télotropes (et plus précisément des Ixodes) pourront se comporter sur un mode ditrope ou monotrope; mais les cycles biologiques n'en seront pas fondamentalement différents; il s'agit toujours d'une adaptation au microclimat local et aux hôtes disponibles.

La différence essentielle entre les cycles télotropes ixodiens et amblyommiens réside dans le fait que les premiers se réalisent en situation fermée ou abritée (cryptophile ou sylvo-exophile) et les autres en situation ouverte (exophile vraie).

Les Ixodidae sensu stricto endophiles sont monotropes en raison de la spécialisation de leurs gîtes, qui ne sont fréquentés que par certains groupes de vertébrés; dans ce cas tous les stades se gorgeront sur les mêmes hôtes puisqu'ils seront les seuls disponibles. Dans certains cas, ce monotropisme aboutit à la spécificité; ce phénomène est cependant beaucoup plus rare chez les Ixodidae sensu stricto que chez les Amblyommidae. S'il est possible de reconnaître l'hôte original d'une espèce, il est très fréquent de la retrouver sur les divers vertébrés qui habitent des gîtes analogues dans le voisinage. Toutes ces considérations de spécificité sont d'ailleurs inséparables de celles du microhabitat.

Habitat

Les Ixodidae sensu stricto sont absolument cosmopolites. Les Ixodes vrais existent aussi bien en Eurasie que dans les Amériques. La souche africaine rattachée momentanément aux Ixodes sensu stricto, dont ils ont le même comportement, semble représenter un phylum autonome, d'après les caractères généraux de la morphologie des larves et des femelles. Les Pholeoixodes et les Scaphixodes ne se retrouvent que dans les zones tempérées ou froides. Le groupe des Endopalpiger et des Exopalpiger pourrait sembler typiquement australien, si quelques espèces du dernier genre ne se retrouvaient dans le reste du monde en haute altitude (montagnes d'Europe, prairies afro-alpines, Andes).

Microhabitat

Le biotope des espèces monotropes est toujours hypogé ou endogé, qu'il se situe dans des abris divers (nids, terriers, grottes, etc.), ou dans les espaces de la litière végétale.

Les espèces télotropes sont sylvo-exophiles; bien qu'elles puissent séjourner au stade adulte à la surface de la strate herbacée, il s'agit toujours d'une situation abritée, sous couvert arboré ou à la lisière.

Ceci est en particulier le cas des Ixodes sensu stricto (sous-genres Ixodes et Afrixodes); ce sont des espèces de boisements, de forêts ou de formations mixtes humides (landes sous influence océanique en zone tempérée, prairies boisées d'altitude en zone intertropicale).

En Afrique, le sous-genre Afrixodes est associé d'une façon remarquable soit à la forêt ombrophile équatoriale, soit aux communautés de montagne (prairies et forêts) dans la sous-région orientale. Les espèces se divisent d'ailleurs en deux groupes; d'une part les espèces de la forêt ombrophile, dont une grande partie se retrouve dans les formations d'altitude orientales; d'autre part les espèces propres à ces formations d'altitude. Mais il faut ajouter que la connaissance de la distribution de ces espèces est loin d'être complète, et que beaucoup du dernier groupe se retrouveront en forêt ombrophile au cours d'enquêtes plus approfondies.

La distribution si limitée des Ixodidae sensu stricto fait que les considérations à ce sujet ont un intérêt surtout en ce qui concerne les genres dans leur ensemble; les lacunes touchant les données acquises sur chaque espèce passent ainsi au second plan, car rares sont celles qui permettent de caractériser une zone ou une sous-région. Seuls les Ixodes d'Afrique australe sont dans ce cas. Par ailleurs il semble que quelques Ixodes soient distribués seulement dans l'un ou l'autre des blocs, guinéen ou congolien, de la forêt ombrophile (I. moreli d'une part, I. rageai de l'autre).

D'autres Ixodidae sensu stricto endophiles sont associés aux oiseaux : le genre Scaphixodes (les espèces éthiopiennes sont sélectives des Passériformes); d'autres aux chiroptères : le genre Eschatocephalus. Il semble d'ailleurs que Scaphixodes et Eschatocephalus aient une origine commune, d'après ce qu'indique leur morphologie comparée; le même phénomène s'observe entre les Argasidae d'oiseaux et de chiroptères.

Chez les Ixodidae sensu stricto, il n'existe aucun ditropisme véritable, tel qu'on peut l'observer chez certains Dermacentor, Rhipicephalus ou Hyalomma, qui entraîne un changement total de microhabitat au cours du cycle.

Climatologie

Les exigences fondamentales des Ixodidae sensu stricto sont exprimées par leur distribution; relativement répandue dans les régions tempérées, tièdes ou froides, les espèces et les individus sont beaucoup plus localisés dans la zone intertropicale. L'existence d'Ixodidae sensu stricto s'accompagne le plus souvent de pluviosités supérieures à 1.000 mm annuels dans la zone tropico-équatoriale, supérieures à 500 mm annuels dans les zones tempérées; dans les régions pré-tropicales, le minimum correspond à celui des régions tropicales, et les espèces sont très localisées, qu'elles soient endophiles ou exophiles.

Du point de vue de la température, les nécessités sont beaucoup moins accusées; il semble de plus que les régions trop chaudes ne conviennent pas aux Ixodes sensu stricto; par contre certaines espèces se maintiennent au niveau des cercles polaires, quoique leur évolution y soit très lente (Ceratixodes uriae).

C E R A T I X O D E S Neumann, 1902

Ce genre représente certainement le plus primitif des Ixodidae sensu stricto, et même des Ixodida. Le fait qu'il concerne des parasites d'oiseaux marins corrobore cette ancienneté. Il a longtemps consisté en une seule espèce, C. uriae. Ixodes jacksoni Hoogstraal, 1967, des cormorans de Nouvelles Zélande, pourrait également prendre place dans ce genre Ceratixodes, malgré quelques particularités de détail, ou nécessiter la création d'un taxon générique autonome.

CERATIXODES URIAE (White, 1852)

(carte n°1 et

Les grandes lignes de sa distribution sont les suivantes : îles et côtes d'Europe, de la Bretagne à la Novaia Zemlia; îles et côtes américaines de l'Atlantique nord; îles et côtes américaines et sibériennes du Pacifique nord; îles et côtes américaines de l'Atlantique sud et du Pacifique sud; îles atlantico-antarctiques, indo-antarctiques; côtes d'Australie et Nouvelle Zélande et îles voisines.

Par rapport à l'ensemble des tiques de la faune éthiopienne, C. uriae se présente donc comme une espèce absolument marginale, et n'est cité que d'îlots rocheux au large de Cape Town et de Bathurst (Cape Province).

C. uriae n'est pas une espèce de la faune éthiopienne. Sa distribution intéresse les côtes des mers tempérées et froides de l'Arctique et de l'Antarctique. Il est associé caractéristiquement aux oiseaux Alciformes, Péléciformes, Procellariiformes et Lariformes.

ESCHATOCEPHALUS Frauenfeld, 1853

Ce nom est utilisé le plus souvent comme taxon subgénérique pour distinguer Ixodes vespertilionis du reste des espèces de la famille en raison de sa morphologie extrêmement particulière. Il semble aujourd'hui que c'est le statut générique qu'il faut accorder à ce terme, pour des motifs basés sur la morphologie et la biologie.

Or il existe un autre Ixodidae sensu stricto sélectif des Microchiroptères et de distribution analogue à celle de Esc.vespertilionis, de morphologie primitive, mais de proportions normales, qu'on ne rapprochait de ce dernier que par son écologie et ses affinités d'hôte, Ixodes simplex. En fait les différences entre les deux espèces résident surtout dans les proportions, et par ailleurs divers arguments invitent à les réunir dans le même genre; ce qui est fait ici.

Il est remarquable que les deux représentants du genre Eschatocephalus habitent seulement l'Ancien-Monde (de même que les Carios, Argasidae parasites de chauves-souris).

Il semble donc à l'heure actuelle que le genre Eschatocephalus ne compte que deux espèces : Esc.simplex (Neumann, 1906) et Esc.vespertilionis (Koch, 1844).

Lorsque Lepidixodes paradoxus (Kohls & Clifford, 1961) et L.kopsteini (Oudemans, 1925) seront mieux connus, il sera peut-être nécessaire de les considérer comme des Eschatocephalus, appartenant néanmoins à un sous-genre particulier.

Climatologie

La situation abritée dans les grottes profondes permet à Esc.vespertilionis de subsister sous des climats divers, tropicaux, équatoriaux, prétropicaux et tempérés, pour peu qu'une humidité soit assurée dans le microhabitat. Par ailleurs les exigences thermiques sont peu élevées, puisque dans tous ces cas il s'agit d'endroits relativement frais. Il y a cependant une différence entre les deux Eschatocephalus; Esc.simplex est

certainement plus thermophile, car en Europe par exemple il n'est présent que dans la zone méditerranéenne prètropicale, alors que Esc.vespertilionis occupe la zone tempérée moyenne. L'association préférentielle de Esc.simplex avec une chauve-souris comme Miniopterus schreibersi ne semble pas devoir rendre compte de la limite d'extension de la tique d'une façon plus satisfaisante que les considérations de microclimat; il pourrait s'agir simplement d'un parallélisme entre les exigences thermiques de M.schreibersi et de Esc.simplex.

ESCHATOCEPHALUS SIMPLEX (Neumann, 1906)

(carte n° 2)

Les références de Esc.simplex qui concernent l'Afrique se rapportent aux communautés de montagne de la sous-région orientale et aux prairies de montagne du highveld et du middleveld. Il y parasite diverses espèces de Chiroptères.

Les caractéristiques du microhabitat de Esc.simplex sont communes avec celles se rapportant à Esc.vespertilionis; elles sont précisées dans le commentaire relatif à cette dernière espèce.

Hors de l'Afrique éthiopienne, Esc.simplex est signalé du Proche-Orient, d'Europe méridionale, d'Asie orientale et d'Australie; sa distribution couvre donc tout l'Ancien-Monde tropical et prètropical et correspond à l'ensemble des aires de migration des diverses espèces de chauves-souris d'un continent à l'autre ou au travers d'un même continent.

Il n'a pas été tenu compte ici de l'appartenance de certains exemplaires à la sous-espèce proposée comme Esc.simplex africanus (Arthur, 1956), car il pourrait s'agir seulement de variations individuelles.

ESCHATOCEPHALUS VESPERTILIONIS (Koch, 1844) Neumann, 1901

(carte n°2)

Esc.vespertilionis est associé d'une façon exclusive aux Microchiroptères de l'Ancien-Monde, principalement Vespertilionidés et Rhinolophidés.

Sa distribution est analogue à celle de Esc.simplex, avec lequel le plus souvent il cohabite dans les grottes à chauves-souris. Hors d'Afrique, il existe au Proche-Orient, en Asie orientale, en Australie, en Europe méridionale et tempérée (différence sur ce dernier point avec Esc.simplex). En Afrique il est présent dans les grottes des massifs montagneux des sous-régions orientale et australe, au milieu des communautés d'altitude, dans les prairies du middleveld et le Karroo côtier; il est également signalé du Maghreb (où Esc.simplex n'a pas encore été trouvé).

EXOPALPIGER Schulze, 1936

Les genres Endopalpiger, Exopalpiger et Sternalixodes (tous trois de SCHULZE, 1936, 1-40) sont représentatifs de la faune des Ixodidae d'Australie et de Nouvelle-Guinée, conjointement avec l'absence d'Ixodes sensu stricto; les espèces classées dans ces trois genres sont typiquement parasites de marsupiaux, secondairement de mammifères euthériens introduits par l'homme dans les régions citées.

Ces genres, ou certains d'entre eux, ont dû avoir anciennement avoir une distribution plus étendue, parallèlement à celle de leurs hôtes marsupiaux. Il existe certains témoins de cette extension primitive mondiale par le fait que quelques Exopalpiger sont encore présents en divers points du globe, à l'état d'espèces relictas, dans des aires aujourd'hui très éloignées les unes des autres; ce sont Ex.trianguliceps (Birula, 1895) d'Eurasie paléarctique, Ex.andinus (Kohls, 1956) et Ex.jonesae (Kohls, Sonenshine & Clifford, 1969) des Andes, et Ex.alluaudi (Neumann, 1913) des montagnes d'Afrique éthiopiennes. Il est à supposer qu'après la disparition des marsupiaux, les insectivores les ont remplacés comme hôtes de ces Exopalpiger non australiens; ultérieurement les rongeurs Myomorphes, dont la taille et le microhabitat coïncident en partie avec ceux des insectivores.

Ce groupe d'Ixodidae sensu lato est intéressant à un autre titre; il semble en effet qu'il est à l'origine de la lignée des Ixodes sensu stricto; plus précisément, le genre Sternalixodes, le plus évolué des trois, qui présente déjà beaucoup de caractères des Ixodes (Afrixodes) et un certain nombre de ceux des Ixodes (Ixodes). De ce point de vue la branche éthiopienne des Ixodes (Afrixodes) semble plus primitive que les Ixodes (Ixodes) eurasiatiques et américains.

EXOPALPIGER ALLUAUDI (Neumann, 1913)

(carte n°3)

Ex.alluaudi est cité comme parasite de nombreuses espèces de rongeurs Myomorphes et Hystricomorphes, ainsi que d'insectivores. Il est intéressant de souligner que parmi ces derniers sont en cause, à côté de Soricidae et de Macroscelididae, des Chrysochloridae, éléments très anciens de la faune africaine (Paléogène : genres Chrysochloris, Chlorotalpa, Amblysomys); parmi les Hystricomorphes, des Bathyergidae (Bathyergus, Cryptomys, Georychus) et Rhizomyidae (Tachyoryctes); il s'agit là aussi d'anciens éléments africains, du milieu du Tertiaire.

Ce sont les prairies d'altitude dans leur ensemble (highveld, middleveld et lowveld), le faux Karroo et le Karroo côtier, qui constituent l'habitat d'Ex.alluaudi. Par ailleurs, du fait de ses affinités d'hôte, il est manifestement endophile.

En Afrique orientale, les rares récoltes de Ex.alluaudi sont toutes situées dans les forêts d'altitude, les communautés afro-alpines ou les prairies d'altitude; dans la province équatoriale (Sudan), il a été trouvé à 8.000 pieds (2.400 m). En Afrique australe, la distribution intéresse des régions beaucoup plus basses (supérieures cependant à 1.000 m) (HOOGSTRAAL, 1956: 893).

Dans le Kilimandjaro (Tanganyika), Ex.alluaudi a été récolté dans les prairies afro-alpines au-dessus des forêts, sur la végétation (à 2.740 m) (NEUMANN, 1913, 25).

I X O D E S Latreille, 1796

Les Ixodes sensu stricto constituent un groupe d'espèces distribuées en Eurasie et dans les Amériques; il n'en existe pas de représentants en Australie. Le type en est Ixodes (Ixodes)ricinus Linné.

Les espèces éthiopiennes rattachables au genre Ixodes diffèrent dans leur ensemble des espèces eurasiatiques et américaines par des caractères constants; ces Ixodes éthiopiens représentent une lignée voisine des Ixodes proprement dits, mais distincte, et dont la séparation est certainement très ancienne, de la fin du Crétacé. Ce groupe se présente comme très individualisé; en conclusion d'une étude antérieure, purement morphologique

et sans que toutes les conséquences en aient été tirées du point de vue de la biogéographie, c'est au niveau du sous-genre Ixodes (Afrixodes) que ces différences ont été situées (MOREL, 1966, 208).

Il est remarquable qu'en plus de la quarantaine d'espèces éthiopiennes, deux espèces deccaniennes appartiennent à ce sous-genre; I.radfordi Kohls, 1947 et I.ceylonensis Kohls, 1950; les données récentes sur la morphologie des larves d'I.ceylonensis ont confirmé ce point de vue (RAJAGOPALAN & BOSHELL, 1966, 1203).

Ixodes (Afrixodes) est représenté à Madagascar par six espèces (cartes n° 9 et 10), arrivées directement par la Lémurie, en même temps que les Haemaphysalis, et les ancêtres des lémuriens et des tenrecs actuels, à la fin du Crétacé; dès le Paléocène, le passage direct n'est plus réalisable, puisque le pont entre le Deccan et Madagascar n'existe plus. Il demeure également la possibilité d'introduction des Afrixodes au Tertiaire néogène, par dérive de radeaux de végétation forestière arrachée lors des crues des grands fleuves d'Afrique orientale; c'est de cette seule façon en effet qu'ont pu parvenir les rongeurs Myomorphes Cricetidae et les carnivores Viverridae; certains Afrixodes malgaches pourraient donc être d'origine africaine, car il y a de grandes ressemblances entre les espèces continentales du groupe d'I.granulatus et certains Afrixodes de Madagascar.

Les Ixodes (Afrixodes) malgaches sont :

I.lunatus Neumann, 1907, des tenrecs et rongeurs

I.colasbelcouri Arthur, 1967, des rongeurs

I.lemuris Arthur, 1967, des lémuriens

I.albignaci Uilenberg & Hoogstraal, 1968, des tenrecs

I.nesomys Uilenberg & Hoogstraal, 1969, de Nesomys sp.

I.randrianasoloi Uilenberg & Hoogstraal, 1969, des rongeurs

Les Ixodes (Ixodes) présents en Afrique méditerranéenne sont les suivants :

I.ricinus (Linné, 1758) : étage des chênes à feuilles caduques, à partir de 1.000 m d'altitude, au Maghreb.

I.acuminatus Neumann, 1901 : sélectif des rongeurs myomorphes en Eurasie occidentale; vraisemblablement synonyme d'I.redikorzevi Olenov, 1927.

I.eldaricus Džaparidze, 1950, parasite des perdrix au Proche-Orient; connu du Maroc.

I.festai Rondelli, 1926; spécifique du lapin de garenne dans le bassin de la Méditerranée occidentale; peut passer sur petits carnivores.

I.gibbosus Nuttall, 1916; dans le maquis de Méditerranée orientale, notamment en Palestine.

Habitat

Les Ixodes sensu stricto, comme il est indiqué dans le début du chapitre, se rencontrent en Eurasie paléarctique, en Asie orientale et dans les deux Amériques; le phylum éthiopien les remplace en Afrique au sud du Sahara

Dans tous les cas la dépendance des conditions microclimatiques est telle que la distribution suit exactement soit les zones de végétation, soit les courbes isohyètes ou isothermes.

Microhabitat

Les espèces monotropes sont toutes endophiles; l'écologie est alors entièrement comparable à celle des Exopalpiger, Pholeoixodes ou Scaphixodes.

Les espèces télotropes, qu'elles appartiennent au groupe de I. ricinus ou à celui de I.rasus d'Afrique, sont sylvo-exophiles au stade adulte d'une façon constante; ce sont les tropismes des préinagos qui n'ont rien d'obligatoire et peuvent alors se situer aussi bien en milieu abrité que sur la couverture végétale; c'est le microclimat local qui déterminera l'une ou l'autre de ces possibilités, traduites par l'endophilie ou l'exophilie des larves et des nymphes; à la fin de leur cycle, les espèces télotropes auront pu à chaque stade faire preuve d'exophilie dans les conditions les plus favorables, ou sinon les jeunes stades auront été endophiles.

Le caractère impératif des seuils hygrométriques et thermiques limite la distribution des Ixodes d'une façon beaucoup plus accusée que dans le cas d'autres Ixodidae; l'étude des facteurs climatiques généraux détermine déjà l'éventualité d'existence d'une espèce, mais c'est chez les Ixodes exophiles que la plus grande précision est nécessaire dans l'évaluation des rapports entre une tique et les formations végétales où elle existe; il n'est que de se rapporter aux pages correspondantes à propos de I.rubicundus.

Les stades endophiles se tiennent aussi bien dans les terriers que dans la litière végétale, sous la mousse ou les feuilles mortes, ou encore entre les tiges serrées à la base d'un tapis graminéen; l'existence d'une voûte arborée et son épaisseur modifient le degré d'endophilie de la tique quand les conditions générales leur sont plus favorables.

Les stades exophiles se déplacent entre la base et la surface de la couche herbacée ou des buissons, au gré des variations de la température et de l'hygrométrie ambiantes; ceci dans tous les cas sous couvert arboré pour les Ixodes (Afrixodes) sauf I. rubicundus, et le plus souvent pour les I. (Ixodes) des zones tempérées (espèces exophiles sylvestres).

Parmi les Ixodidae sensu stricto, seul le genre Ixodes possède des possibilités d'exophilie, même conditionnelle.

Climatologie

La dépendance très accusée des Ixodes vis-à-vis des conditions microclimatiques rend l'usage des variations des facteurs climatiques très démonstratifs par rapport à la biologie d'une tique donnée, qu'il s'agisse de valeurs moyennes journalières ou mensuelles, exprimées par les courbes isohyètes ou isothermes. En général, l'activité des Ixodes est possible dans les conditions d'humidité prononcée et de température moyenne; la distribution des espèces exophiles au stade adulte intéresse donc tout d'abord les pays tempérés, moyens ou froids; dans les régions intertropicales, les conditions favorables se retrouvent dans les zones équatoriales, qu'il s'agisse de forêts denses humides en plaine, ou de situation en altitude.

IXODES (AFRIXODES) AREBIENSIS Arthur, 1956

(carte n°9)

C'est une espèce rare aux hôtes non encore connus. L'unique localité de capture se situe dans les savanes équatoriales d'altitude, en bordure des savanes subéquatoriales oubanguiennes.

IXODES (AFRIXODES) AULACODI Arthur, 1956

(carte n°7)

Cette espèce est parasite de l'aulacode dans la forêt ombrophile et les savanes subéquatoriales voisines; secondairement ses préimagos peuvent se retrouver sur rongeurs Myomorphes et sur oiseaux; quelques références d'adultes concernent l'athérure et la civette.

Le microhabitat d'I.aulacodi est constitué par les terriers et gîtes des aulacodes dans les fourrés denses, très souvent à proximité des cours d'eau; l'aulacode est souvent très abondant aux alentours des plantations de canne à sucre, de manioc, maïs, etc.

En Afrique orientale, I.aulacodi est remplacé par I.ugandanus.

IXODES (AFRIXODES) AURICULAE LONGAE Arthur, 1958

(carte n°10)

I.auriculaelongae est parasite des insectivores et rongeurs myomorphes dans les communautés de montagne d'Afrique orientale.

IXODES (AFRIXODES) BAKERI Arthur & Clifford, 1961

(carte n°10)

L'unique référence de l'espèce concerne les communautés de montagne du Malawi (sur rongeur myomorphe).

IXODES (AFRIXODES) BEDFORDI Arthur, 1959

(carte n°10)

I.bedfordi (peut-être synonyme d'I.elongatus), parasite les rongeurs myomorphes dans le highveld d'Afrique australe.

IXODES (AFRIXODES) BROWNINGI Arthur, 1956

(carte n°7)

I.browningi est associé aux rongeurs sciouromorphes arboricoles des blocs forestiers guinéen et congolais, ainsi que des communautés de montagne d'Afrique orientale.

IXODES (AFRIXODES) BRUMPTI Morel, 1965

(carte n°7)

I.brumpti est associé au daman Procavia brucei dans les prairies d'altitude d'Ethiopie.

IXODES (AFRIXODES) CAVIPALPUS Nuttall & Warburton, 1908

(carte n°4)

I.cavipalpus est une espèce des secteurs angolien et rhodésien de la sous-région orientale; plus précisément, il habite les savanes équatoriales victoriennes d'altitude, les savanes subéquatoriales katanguiennes, les savanes subtropicales angoliennes et rhodésiennes et les communautés de montagne d'Afrique orientale.

En Tanzanie, la majorité des récoltes se situe dans les communautés de montagne, entre 4.000 et 5.000 m (1.200-1.500 pieds), recevant 750-1.000 mm de pluies annuelles (30-40 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 94)

Les hôtes des adultes sont constitués par des ongulés et carnivores domestiques et sauvages, ainsi que le lièvre, le babouin et l'homme.

IXODES (AFRIXODES) CUMULATIMPUNCTATUS Schulze, 1943

(carte n°5)

I.cumulatimpunctatus représente très vraisemblablement I.pseudoratus Arthur & Burrow, 1957, pour des raisons fondées sur la morphologie, la distribution et les hôtes rapportés sous chacun de ces noms.

En Afrique équatoriale, les localités de récolte d'I.cumulatimpunctatus concernent les deux blocs de forêt ombrophile et les formations denses des savanes subéquatoriales attenantes; en Afrique orientale, il s'agit des savanes équatoriales victoriennes et des communautés prairie-forêt de montagne.

En Tanzanie, les références de l'espèce se situent sur la limite entre les communautés de montagne et les steppes xérophytes masai, à environ 1.500 m (500 pieds) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 97, I.pseudoratus).

Les hôtes des adultes d'I.cumulatimpunctatus sont en premier lieu les ongulés, suiformes et ruminants, de forêt ou de montagne orientale; puis les carnivores; souvent un gros rongeur myomorphe comme le rat de Gambie. Les larves et les nymphes se retrouvent sur les mêmes hôtes, mais également sur ciseaux terrioles et rongeurs Myomorphes de petite taille.

Les détails concernant le microhabitat d'I.cumulatimpunctatus sont analogues à ceux concernant le microhabitat d'I.rasus; il est donc possible de se reporter au commentaire sur cette espèce; la même remarque est quasi valable dans le cas d'I.muniensis.

IXODES (AFRIXODES) DAWESI Arthur, 1956

(carte n°3)

I.dawesi semble associé exclusivement aux insectivores Potamogalinés, représentants éthiopiens des Tenrécidés, dans les savanes subtropicales rhodésiennes du Katanga.

IXODES (AFRIXODES) DJARONENSIS Neumann, 1907

(carte n°10)

Les quelques références d'I.djaronensis (vraisemblablement synonyme d'I.arabukiensis Arthur, 1959) semble indiquer que l'espèce est associée aux carnivores Herpestinés dans les communautés de montagne de Tanzanie et du Kenya, ainsi que dans la végétation côtière.

IXODES (AFRIXODES) ELONGATUS Bedford, 1929

(carte n°10)

I.elongatus, parasite des insectivores et des rongeurs myomorphes, est localisé en divers points des prairies de montagne d'Afrique australe, dans le Karroo côtier et les savanes tropicales de Rhodésie. Il est possible que I.bedfordi, I.minutae et I.rhabdomysae, cités par ailleurs, soient synonymes d'I.elongatus. Leurs morphologies sont très voisines, leurs distributions et affinités d'hôte très comparables.

IXODES (AFRIXODES) EVANSI Arthur, 1956

(carte n°6)

I.evansi n'est connu que des savanes subéquatoriales katanguiennes et de la lisière de la forêt ombrophile contiguë, sur ruminants.

IXODES (AFRIXODES) HEINRICHI Arthur, 1962

(carte n°8)

I.heinrichi est connu par une seule capture sur un Passériforme Sylviidé, en communauté de montagne au sein des savanes subtropicales angolaises.

IXODES (AFRIXODES ?) HOOGSTRAALI Arthur, 1955

(carte n°7)

Cette espèce, à l'appartenance subgénérique encore mal définie, n'est connue que des steppes tropicales d'altitude du Yémen (7.400 ft, 2.220 m), équivalent arabe des steppes tropicales d'Afrique orientale, sur mérion. Il est encore difficile de savoir si I.hoogstraali se rattache à la faune paléarctique ou à la faune éthiopienne.

IXODES (AFRIXODES) LATUS Arthur, 1958

(carte n°7)

I.latus n'est connu que des communautés de montagne du Malawi, sur Helosciurus (rongeur Sciuriforme arboricole).

IXODES (AFRIXODES) LOVERIDGEI Arthur, 1957

(carte n°6)

I.loveridgei n'est connu que des communautés de montagne du Malawi, sur rat de Gambie.

IXODES (AFRIXODES) LEWISI Arthur, 1965

(carte n°4)

I.lewisi est représentatif des communautés de montagne d'Afrique du Kenya au nord du Mozambique (Nyasa); au même titre qu'I.cavipalpus il permet d'opposer les prairies-forêts d'altitude d'Afrique orientale à la forêt ombrophile équatoriale, qui ne présente pas les deux espèces citées ici.

Le couple I.lewisi-I.cavipalpus permet également de tracer une limite entre Afrique orientale et Afrique australe, où I.pilosus, avec lequel I.lewisi avait été jusqu'à présent confondu, semble exclure ce dernier. Par ailleurs I.cavipalpus est absent d'Afrique australe; même si des références anciennes l'y citent, il s'agit de confusions avec I.rubicundus, représentatif du Karroo.

Les hôtes des adultes d'I.lewisi sont les ruminants et carnivores sauvages, plus rarement le bétail des pâturages d'altitude.

Dans un pays en mosaïque comme la Tanzanie, I.lewisi est associé aux prairies-forêts d'altitude du Kenya et du Kilimandjaro (1.800-2.100 m 6.000-7.000 ft), avec possibilité de récolte sur hôte dans les steppes xérophytes masai voisines; cette distribution correspond à des pluviosités annuelles de 750-1.500 mm (30-60 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 101, I.sp. near pilosus).

IXODES (AFRIXODES) MINUTAE Arthur, 1959

(carte n°10)

I.minutae n'est connu que d'une seule récolte dans les communautés de montagne de Rhodésie, sur Mastomys (rongeur myomorphe). La synonymie d'I.minutae avec I.elongatus est à envisager.

IXODES (AFRIXODES) MORELI Arthur, 1957

(carte n°6)

I.moreli semble constituer un élément représentatif de la forêt ombrophile du bloc guinéen, en regard du bloc congolais, où sa présence n'a pas été constatée malgré le nombre important des récoltes qui y ont été faites. En effet ce n'est pas une espèce rare, là où elle existe, sur les ruminants de forêt, bien qu'elle y soit moins fréquente qu'I.cumulatimpunctatus ou I.muniensis par exemple. Son habitat ne paraît pas différer de celui des espèces associées déjà citées ou I.rasus

IXODES (AFRIXODES) MUNIENSIS Arthur & Burrow, 1957

(carte n°6)

I.muniensis est une espèce fréquente sur les ruminants et carnivores sauvages des deux blocs de la forêt équatoriale ombrophile, parfois sur le bétail ou les carnicores domestiques. Les larves et les nymphes se retrouvent sur les mêmes hôtes.

IXODES (AFRIXODES) NAIROBIENSIS Nuttall, 1916

(carte n°10)

I.nairobiensis est une espèce d'Afrique orientale, associée aux savanes d'altitude équatoriales victoriennes et aux communautés de montagne. Les hôtes habituels de tous les stades sont les rongeurs Myomorphes; occasionnellement les carnivores domestiques et sauvages peuvent se trouver parasités.

IXODES (AFRIXODES) NCHISIENSIS Arthur, 1958

(carte n°3)

Les exemplaires types de l'espèce ont été décrits des communautés de montagne du Malawi sur un insectivore (Petrodromus); I.nchisiensis est cité de la bordure des savanes rhodésiennes et des savanes équatoriales katanguiennes sur Arvicanthis (rongeur Myomorphe). Par ailleurs, des adultes et des immatures, rapportés provisoirement à cette espèce, ont été récoltés sur Crocidura occidentalis dans les deux blocs de la forêt équatoriale ombrophile.

IXODES (AFRIXODES) OKAPIAE Arthur & Burrow, 1957

(carte n°6)

I.okapiae n'est connu que par une seule référence sur okapi dans le bloc congolais de la forêt équatoriale ombrophile.

IXODES (AFRIXODES) OLDI Nuttall, 1913

(carte n°8)

I.oldi se présente sous deux types morphologiques. Il n'a pas pu encore être décidé s'il s'agit de sous-espèces ou même d'espèce. La forme typique I.oldi oldi est associée aux diverses familles de carnivores de forêt ombrophile et de communauté de montagne d'Afrique orientale; I.oldi vanidicus se retrouve dans les mêmes formations végétales, mais semble plus exclusivement inféodé aux carnivores Herpestinés.

D'autre part des adultes d'I.oldi oldi ont été signalés sur insectivores et rongeurs myomorphes. S'agit-il vraiment de la même espèce ? Des cas de parasitisme rapportés sur ruminants de forêt et sur pangolin semblent occasionnels mais vraisemblables.

IXODES (AFRIXODES) PILOSUS Koch, 1844

(carte n°4)

Seuls les exemplaires d'Afrique australe représentent le véritable I.pilosus. Il est remplacé ailleurs, en Afrique orientale, par une espèce voisine, I.lewisi, autrefois rapporté par erreur sous le nom d'I.pilosus.

Les adultes d'I.pilosus infestent principalement les ongulés et les carnivores domestiques et sauvages, parfois le hérisson; les immatures parasitent les mêmes hôtes, ainsi que les petits insectivores et les rongeurs myomorphes.

Habitat

En Afrique australe, I.pilosus est présent dans la végétation côtière orientale (bush and subtropical forest), dans la forêt tempérée d'altitude de Knysna (temperate evergreen forest), dans le maquis du Cap (evergreen sclerophyllous bush); il existe également dans certaines formations ouvertes, telles que la savane à épineux (thorn forest), et la savane boisée à brousse (tree and bush veld), dans certains types de prairie : low veld et high veld; il est constamment absent de la steppe à épineux (thorn country) du middle veld et du Karroo (différence avec I.rubicundus). Dans son ensemble la distribution est en mosaïque et les populations de I.pilosus ont un caractère régional; la végétation caractéristique semble être les pâturages à Danthonia, à touffes vivaces hautes et épaisses, non consommées par les herbivores; cette formation correspond au sour veld; à côté de la grande fréquence des Danthonia, la composition botanique exacte du sour veld varie avec les régions. Dans le maquis du Cap, I.pilosus est présent le long de la côte sud, mais absent sur celle de l'ouest; ce sont les buissons de Restionaceae, abondantes sur la côte sud, qui réalisent une formation d'un type voisin du sour veld (THEILER, 1950, 37)

En Rhodésie, au Mozambique et au Botswana, I.pilosus est associé aux savanes tropicales australes typiques et à mopané.

Climatologie

L'influence des précipitations sur la distribution de I.pilosus semble indirecte, importante dans la mesure où elle favorise le sour veld I.pilosus est présent à partir de 10-15 inches de pluies annuelles (250-375 mm) dans le maquis du Cap; la majorité des récoltes se situe d'après

la carte entre 25 et 30 inches annuelles (625-750 mm), parfois plus. Du point de vue de la température, les conclusions semblent les mêmes que précédemment : la nature de la végétation est plus importante que l'altitude (l'espèce existe jusqu'à 6.000 pieds, soit 1.800 mm), ou le nombre de jours de gel par an (de 30 à 90 dans le high veld du Transvaal) (THEILER, 1950, 37).

IXODES (AFRIXODES) PROCAVIAE Arthur & Burrow, 1957

(carte n°7)

I.procaviae est spécifique des damans (Procavia, Dendrohyrax) dans les communautés de montagne du Kivu-Rwanda et du Kenya.

IXODES (AFRIXODES) RAGEAUI Arthur, 195

(carte n°9)

I.rageau est spécifique de Cercopithecus cephus et sa distribution limitée au bloc congolais de la forêt équatoriale ombrophile. Il est remplacé dans les prairies-forêts de montagnes orientales par I.schillingsi. Il semble que dans ces deux cas les tiques se tiennent où vivent ordinairement les cercopithèques.

IXODES (AFRIXODES) RASUS Neumann, 1899

(carte n°5)

Habitat

L'habitat type d'I.rasus correspond à la forêt ombrophile équatoriale; il peut se retrouver dans les formations denses des savanes équatoriales attenantes d'altitude et des savanes subéquatoriales guinéo-oubainguiennes, congolaises et katangaises; quelques références d'autre part le citent des communautés de montagne orientales, jusqu'au Malawi.

Il semble moins fréquent dans le bloc forestier ivoirien que dans le bloc congolais. Les hôtes des adultes sont surtout les ongulés et carnivores de forêt; parfois l'homme, divers singes, le daman d'arbre, le rat de Gambie, l'aulacode, le chien, le bétail; c'est l'Ixodes le plus souvent trouvé sur les pangolins. Les immatures infestent les mêmes hôtes, et de plus les oiseaux terricoles (surtout les Galliformes) les insectivores et les rongeurs Myomorphes et Sciurormorphes.

Microhabitat

Sur les mammifères de forêt, il est la plupart du temps associé à I. cumulatimpunctatus et I. muniensis, plus abondants que lui. Tous les stades sont cryptophiles, mais sous le couvert arboré ils sont actifs à la surface de la végétation basse; le parasitisme occasionnel sur des vertébrés de terrier n'est que le résultat d'une disponibilité envers tous les types d'hôtes, abordés au-dessus du sol.

L'association étroite des espèces du groupe d'I. rasmus avec les formations denses ombrophiles et leur absence des savanes ouvertes proprement dites, même plus ou moins densément boisées et qui servent de pâturage, empêchent toute possibilité d'infestation habituelle du bétail. Ceci constitue une différence notable avec les Ixodes des zones tempérées tels qu'I. ricinus, qui peuvent, au cours de certaines saisons, se tenir à la surface du tapis herbacé des formations ouvertes, à l'affût des ongulés. Cette situation n'est pas réalisée dans les savanes-pâturages d'Afrique intertropicale.

Climatologie

La forêt équatoriale ombrophile reçoit un minimum annuel de 1.500 mm de pluies, ainsi que les mosaïques forêts-savanes; les régions d'Afrique orientale d'altitude, où habitent I. rasmus et les espèces de ce groupe, présentent des pluviosités analogues. Les mois de pluies occupent la plus grande partie de l'année et la couverture forestière maintient l'hygrométrie à saturation en permanence.

IXODES (AFRIXODES) RHABDOMYSAE Arthur, 1959

(carte n°10)

I. rhabdomysae, dont il faut envisager la synonymie avec I. elongatus, est cité comme parasite de rongeurs liyomorphes dans les communautés de montagne du Transvaal.

IXODES (AFRIXODES) ROTUNDATUS Arthur, 1958

(carte n°9)

I. rotundatus, des communautés de montagne du Kivu et du Kenya, semble spécifique des rongeurs des massifs d'Afrique orientale, les Tachyoryctes; le microhabitat de la tique doit donc être constitué par le terrier de l'hôte.

IXODES (AFRIXODES) RUBICUNDUS Neumann, 1904

(carte n°4)

Il s'agit de I.rubicundus pratiquement du seul Ixodes important du point de vue de l'élevage, du fait de son habitat dans des formations ouvertes d'Afrique australe, qui servent de pâturages au mouton. Les femelles d'I.rubicundus provoquent en effet une paralysie à tiques grave, ce qui a justifié des observations plus précises dans son cas que pour les autres espèces d'Ixodes de la région éthiopienne.

Les adultes d'I.rubicundus infestent les ongulés et les carnivores sauvages, en plus du bétail sur lequel les observations sont plus fréquentes. Les insectivores Macroscelididae et les Lagomorphes jouent un rôle dominant dans l'évolution des immatures; le rôle des rongeurs Myomorphes est nul.

Habitat

La distribution de I.rubicundus est limitée au désert du Karroo et au faux Karroo, ainsi qu'à certaines zones du maquis du Cap; il est absent de tous les autres types de végétation d'Afrique australe (THEILER, 1950, 37).

Microhabitat

Au sein même de la zone aride du Karroo, il est possible de distinguer les types d'associations végétales les plus favorables. Dans la région du New Bethesda (Sneewberg) I.rubicundus est présent dans presque toutes les zones de montagnes : veld du Karroo à Danthonia (le plus favorable) ou à Danthonia et sweet grass, ou à rhénoster-harpuis, ou à karroo pur; sourveld) Danthonia; sourveld mixte à Danthonia et sweet grass. En basse altitude, il est surtout représenté dans les faciès envahis par le rhénoster-harpuis : sourveld à Danthonia et rhénoster-harpuis (le plus favorable), veld du Karroo à rhénoster-harpuis, veld typique à rhénoster-harpuis, sourveld typique à Danthonia, sourveld à Danthonia, sweet grass et rhénoster-harpuis.

I.rubicundus est absent en montagne du veld du Karroo à sweet grass (typique ou à Danthonia); il est absent en basse altitude du veld du Karroo (typique, à sweet grass ou à Danthonia), du veld à sweet grass, (typique ou à Danthonia).

Le sweet grass représente l'élément incompatible avec le maintien de I. rubicundus, sous sa forme typique; il se compose de graminées, Themeda sp., Eragrostis sp., Digitaria sp., Hyparrhenia sp., Heteropogon sp., qui fournissent de très bons pâturages; il peut être brouté complètement, ce qui détruit le biotope favorable à I. rubicundus, mais dégrade le sweet grass et le fait passer à des faciès d'évolution.

Le sourveld est caractérisé par la dominance de Danthonia disticha et Aristida diffusa; il n'est pas brouté ou l'est difficilement par le boeuf; il est refusé par le mouton; ce faciès tend à s'étendre dans les zones d'élevage ovin tandis que le boeuf entraîne sa réduction.

La végétation du Karroo présente des espèces xérophytes, à essence, à latex, ou turgescentes (genres Pentzia, Eriocephalus, Ester, Chrysocoma, Walfrida) et des graminées pâturables.

Le rhenoster-harpais veld est une steppe buissonnante, à végétation du type d'Euryops racemosus, Rhus erosa, Elytriopappus rhinocerotis, mêlée à des graminées.

Les dégradations se font dans le sens exposé ci-dessus, sous l'influence du pâturage; une fois un type de végétation installé, il n'y a pas restauration lorsque les troupeaux sont retirés; le repos des pâtures n'entraîne pas leur amélioration. Il est nécessaire d'intervenir directement sur la végétation nuisible par défrichement sélectif, pour permettre aux graminées de repousser. L'amélioration du veld présente ainsi deux avantages du point de vue de l'alimentation du bétail et de la lutte contre I. rubicundus.

Dans un milieu défavorable, les stades les plus exposés sont l'oeuf et la larve, par leur plus grande sensibilité aux agents microclimatiques; les pontes obtenues en laboratoire et replacées (en tubes) dans divers biotopes naturels ont donné des résultats différents; les éclosions se sont produites en 63-91 jours dans des gîtes sous Danthonia disticha, Rhus erosa, Elytriopappus rhinocerotis, dans la litière ou sous les pierres; l'éclosion n'a pas lieu au pied du sweet grass, qu'il soit long ou coupé, et sous les touffes de Danthonia disticha coupées.

La densité des tiques dans les divers faciès a été évaluée sur les larves, dont les récoltes sur la végétation sont plus constantes, et qui représentent le stade le plus sensible au microclimat. Les fortes densités larvaires sont associées à Rhus erosa dans les faciès sans Danthonia, et c'est le type de sourveld qui représente l'élément le plus favorable quand il n'est pas dégradé (coupé ou brouté); ces espèces jouent un double rôle; par leur masse, elles arrêtent le vent, procurent de l'ombre et une température fraîche au niveau du sol; elles interviennent d'autre part dans la composition de la litière végétale, dont les caractères physiques et l'épaisseur assurent la conservation de l'humidité.

Tous les renseignements concernant le microhabitat proviennent de STAMPA (1959, 169).

Climatologie

I.rubicundus est constamment absent dès que les pluviosités annuelles sont inférieures à 10 inches (250 mm); le maximum d'abondance de l'espèce est observé entre les isohyètes des 10 et 15 inches (250- 375 mm), quoique I.rubicundus puisse ne pas exister entre ces limites dans le Karroo dénudé. Altitude et froid ne sont pas des facteurs limitants en eux-mêmes; la plus grande partie des récoltes se place dans des zones à plus de 90 jours de gel par an. Dans l'esprit des éleveurs, la tique est associée aux montagnes du Karroo (THEILER, 1950, 37).

IXODES (AFRIXODES) SCHILLINGSI Neumann, 1901

(carte n°9)

I.schillingsi est un parasite spécifique des colobes d'Afrique orientale, trouvé parfois sur d'autres singes ou sur galago, occasionnellement sur homme.

Il est associé aux communautés de montagne du Sudan au Mozambique dans la plupart des références; la localité citée du Katanga à un îlot de forêt ombrophile de moyenne altitude, au milieu de la savane rhodésienne.

I.schillingsi remplace dans les communautés de montagne orientale I.rageaudi de la forêt ombrophile; tous deux sont spécifiques de singes Cercopithecidés.

IXODES (AFRIXODES) SPINAE Arthur, 1958

(carte n°7)

L'unique référence de l'espèce indique un parasite de damans (Procavia capensis) dans les communautés de montagne du Transvaal.

IXODES (AFRIXODES) THOMASAE Arthur & Burrow, 1957

(carte n°6)

I.thomasae parasite les rongeurs Myomorphes dans les communautés de montagne du Kenya, vers 2.250 m.

IXODES (AFRIXODES) TRANSVAALENSIS Clifford & Hoogstraal, 1966

(carte n°3)

L'unique référence d'I.transvaalensis le situe dans les prairies de montagne du middleveld, comme parasite de rongeur M^omorphe.

IXODES (AFRIXODES) UGANDANUS Neumann, 1906

(carte n°7)

Parasite spécifique de l'aulacode, I.ugandanus remplace I.aulacodi d'Afrique équatoriale dans les communautés de montagne d'Afrique orientale et dans la végétation côtière du Mozambique-Zululand.

IXODES (AFRIXODES) WALKERAE Clifford, Kohls & Hoogstraal, 1968

(carte n°8)

Cette espèce récemment décrite n'est connue que des communautés de montagne du Kenya, sur Turdus olivaceus (Passériformes).

LEPIDIXODES (Schulze, 1936)LEPIDIXODES PARADOXUS (Kohls & Clifford, 1961)

(carte n°2)

L.paradoxus est une espèce de morphologie très primitive parasite de Chiroptères Molossidés dans les savanes subéquatoriales oubanguiennes. Il est par ailleurs connu de Malaisie, de Bornéo (et des Moluques, si L.kopsteini (Oudemans, 1925) en est un synonyme), toujours sur chauves-souris.

La distribution de l'espèce est donc paléotropicale.

PHOLEOIXODES Schulze, 1942

(carte n° 3)

Les espèces de ce genre sont distribuées dans la zone tempérée, en Eurasie ou en Amérique néarctique. La biologie du genre se caractérise par son endophilie à tous les stades, et l'association des diverses espèces avec des terriers ou abris souterrains en relation avec des carnivores, des insectivores ou des rongeurs; il y a également association avec des oiseaux qui nichent dans des terriers ou des cavités d'arbres ou de murs.

Il a été fait quelquefois allusion au genre Pholeoixodes lors des hypothèses sur l'évolution de certains Ixodidae sensu stricto, notamment les Scaphixodes, dont ils semblent dérivés.

Les Pholeoixodes d'Afrique méditerranéenne sont les suivants :

Ph.arboricola (Schulze & Schlottke, 1929), parasites des oiseaux Passériformes nichant dans les creux d'arbres ou de murs.

Ph.crenulatus (Koch, 1945), parasite des carnivores du Proche-Orient, du delta du Nil et d'Europe orientale.

Ph.hexagonus (Leach, 1815), parasite des carnivores d'Eurasie occidentale et du Maghreb.

SCAPHIXODES Schulze, 1941

Les espèces rattachables au genre Scaphixodes sont distribuées dans le monde entier, dans les zones tempérées ou tropicales. Elles se regroupent sous deux lignées, d'évolution ancienne ou plus récente, en fonction des ordres d'oiseaux habituellement parasités (cf. MOREL, 1966, 200)

La plus ancienne est associée aux oiseaux marins : Alciformes, Pélecaniformes, Procellariiformes, ainsi que les Colombiformes. Ces Scaphixodes sont surtout distribués sur les rivages des mers tempérées ou froides. C'est le groupe de Sc.signatus (Birula, 1895). Les analogies biologiques avec Ceratixodes uriae sont grandes; il doit s'agir cependant d'un genre plus récent.

La lignée plus évoluée est associée aux Passériformes et ses représentants se retrouvent dans les zones tempérées et tropicales; c'est à ce groupe qu'appartiennent les espèces citées dans la faune éthiopienne (groupe de Sc.frontalis (Panzer, 1794)).

Le microhabitat des Scaphixodes se confond avec le lieu de nidification des hôtes; il ne s'agit jamais de terrier ou de cavité dans les arbres, mais de nids dans des excavations du sol, entre des rochers ou des pierres, dans des niches de falaises, dans le cas de parasites d'oiseaux marins; les espèces du groupe de Sc.frontalis sont inféodées aux Passériformes qui font leur nid sur les branches des arbres avec des matériaux d'origine végétale.

Le taxon Scaphixodes, considéré jusqu'à aujourd'hui comme un sous genre, semble mériter le niveau générique pour des motifs basés sur la morphologie et la biologie. Il a semblé préférable donc d'admettre ici Scaphixodes comme genre plein, ce qui permet de distinguer les espèces de diverses significations en ce qui concerne leurs distributions parmi les Ixodidae sensu stricto.

SCAPHIXODES DAVEYI (Nuttall, 1913)

(carte n°1)

Sc.daveyi est cité des communautés de montagne d'Afrique orientale sur Gallirex johnstoni (Cuculiformes) et Haplopetia larvata (Colombiformes); de la forêt ombrophile de semi-altitude à l'est du Congo, sur Cisticola natalensis (Passériformes).

SCAPHIXODES EUPLECTI (Arthur, 1958)

(carte n°1)

Sc.euplecti est présent dans les savanes subéquatoriales ouban-guiennes et congolaises, sur Passériformes (Vidua macroura, Macronyx croceus).

SCAPHIXODES THEILERAE (Arthur, 1953, 1956)

(carte n°1)

Sc.theilerae a été récolté sur divers Passériformes dans les prairies de montagne du highveld et du middleveld, ainsi que dans les steppes xérophytes du Kalahari.

Les Scaphixodes figurés dans la distribution mais qui n'appartiennent pas à la faune éthiopienne continentale sont :

Sc.frontalis (Panzer, 1794) : région paléarctique.

Sc.domerguei (Uilenberg & Hoogstraal, 1965) : Madagascar.

Ils sont tous deux parasites de Passériformes.

A M B L Y O M M I D A E Schulze, 1937

Habitat

Les Amblyommidae sont présents dans le monde entier, depuis les zones tempérées froides jusqu'à l'équateur. Les divers genres montrent cependant des distributions plus particulières. Les Haemaphysalis sont les plus cosmopolites, quoique le nombre de ces espèces soit incomparablement plus élevé en Asie, et très réduit dans les deux Amériques. Amblyomma, dans ses divers sous-genres, est typiquement pantropical (régions néotropicale, éthiopienne, orientale, australo-papoue). Les Dermacentor sensu stricto ne sont représentés que dans la super-région holarctique, mais deux sous-genres (concevables également comme genres) existent sous les tropiques : Indocentor en Asie tropicale, Amblyocentor en Afrique éthiopienne. La lignée des Hyalomma, Rhipicephalus et Boophilus est restreinte aux zones chaudes de l'Ancien Monde (super-région paléotropicale); son origine se situe certainement en Asie orientale, dans les climats tropicaux secs pour Hyalomma, tropicaux humides pour Rhipicephalus; Boophilus représente une évolution biologique extrême des Rhipicephalus, par acquisition d'un cycle parasitaire monophasique et régression morphologique. Ultérieurement des Hyalomma ont dû se détacher des Nosomma en Asie orientale et Pterygodes dans les steppes sahariennes; des Rhipicephalus, les sous-genres éthiopiens Hyperaspidion et Lamellicauda; des Boophilus, les Margaropus.

Les problèmes relatifs à l'origine de trois genres strictement éthiopiens, Amblyocentor, Cosmionna et Rhipicentor, sont exposés dans les commentaires relatifs à chacun d'eux.

Microhabitat

Le microhabitat des espèces monotropes, spécifiques ou non est le même pour tous les stades, hypogé pour les endophiles, épigé pour les exophiles et cryptophiles. Les espèces télotropes trouvent leurs possibilités d'évolution dans la litière végétale, le tapis herbacé, les fourrés denses, dont tous les hôtes sont théoriquement disponibles pour les immatures; les préférences des adultes sont pour leur part plus précises.

AMBLYOCENTOR Schulze, 1932

Il semble que les différences invoquées soient suffisantes à justifier le niveau générique. Les distributions également sont distinctes. Les espèces de Dermacentor sensu stricto sont holarctiques, Indocentor est oriental; les Amblyocentor sont typiquement éthiopiens et spécifiques de l'éléphant ou des rhinocéros

La morphologie des Amblyocentor est moins évoluée que celle des Indocentor et Dermacentor et se rapproche de celle des Amblyomma sensu stricto. Les Amblyocentor apparaissent comme les plus primitifs du groupe et leurs affinités d'hôte indiquent une plus grande ancienneté que dans le cas des Indocentor et Dermacentor sensu stricto associés à des ongulés plus récents tels que les Suiformes et les Ruminants. Amblyocentor et Dermacentor ont pris naissance d'une façon parallèle, mais non contemporaine, à partir d'une souche amblyommienne unique ou de souches distinctes mais apparentées; Amblyocentor reste encore très proche des Amblyomma; Dermacentor manifeste beaucoup plus son appartenance à la souche qui donnera par ailleurs les Hyalomma et Rhipicephalus.

AMBLYOCENTOR CIRCUMGUTTATUS (Neumann, 1897)

(carte n°15)

Amc.circumguttatus est un parasite spécifique de l'éléphant d'Afrique équatoriale et occidentale. La sous-espèce Amc.circumguttatus cunhasilvai (T.S. DIAS, 1952) est signalée dans les savanes tropicales australes du Mozambique. La sous-espèce typique se rencontre dans la forêt ombrophile équatoriale, dans les savanes subéquatoriales attenantes, guinéo-oubanguiennes, congolaises, katangaises, dans les savanes équatoriales d'altitude; elle se trouve ailleurs localisée comme son hôte dans les formations denses -t les galeries riveraines au sein des savanes subtropicales sud-soudaniennes et tropicales nord-soudaniennes; aux alentours du lac Tchad elle pénètre dans le sahel.

Sur toute son aire de distribution, Amc. circumguttatus est associé à Amblyomma tholloni; mais la distribution de ce dernier est beaucoup plus vaste, puisqu'elle coïncide avec celle de l'éléphant. Les raisons des différences dans ces deux répartitions ne sont pas connues; elles sont à rechercher dans les différences entre les cycles des immatures (ceux d'Amc.circumguttatus ne sont pas connus), ou dans le fait que les deux espèces n'ont pas évolué et ne se sont pas établies à la même époque (Amc.circumguttatus est plus récent).

Il est à remarquer que sur l'aire de distribution d'Amblyomma tholloni, Rhipicephalus maculatus occupe sur l'éléphant le domaine oriento-austral laissé libre par Amc.circumguttatus.

Le microhabitat d'Amc.circumguttatus doit être caractérisé par une hygrométrie élevée, qu'elle soit réalisée dans l'ambiance de la forêt ombrophile, ou dans la végétation dense à proximité de cours d'eau ou de marécages au milieu des savanes boisées. Ceci se traduit du comportement de l'éléphant, mais les études précises manquent à ce sujet.

AMBLYOCENTOR RHINOCERINUS (Denny, 1843)

(carte n°14)

Amc.rhinocerinus est spécifique des deux rhinocéros africains, Diceros bicornis et Ceratotherium simum; il est absent en dehors de l'aire de distribution de ses hôtes; du fait de leur raréfaction, les références anciennes le signalent de régions où il n'existe plus aujourd'hui.

La fréquentation par les hôtes des galeries riveraines au milieu de types de végétation très variés fait que la tique peut se récolter dans de nombreuses zones phyto-climatiques, depuis les steppes xérophytes somalo-masaï, les savanes tropicales éthiopiennes, orientales et australes, les savanes subtropicales rhodésiennes, angoliennes et oubanguiennes, jusqu'aux savanes subéquatoriales katangaises, équatoriales d'altitude et aux communautés de montagne.

Il est le plus souvent associé sur les rhinocéros avec Amblyomma rhinocerotis

A M B L Y O M M A Koch, 1844

L'ensemble des Amblyomma sensu lato présente plusieurs groupes d'espèces, qui correspondent certainement des lignées d'âges différents, à valeur de sous-genres pour le moins.

Les Amblyomma sensu stricto (type A.cajennense (Fabricius, 1787) comprennent la plupart des espèces éthiopiennes, parasites de tortues et de mammifères.

Les Amblyomma (Hoogstraalia) T.S. Dias, 1963 correspondent certainement à la souche la plus ancienne, parasites de tortues principalement en Amérique néotropicale, à Madagascar, en Asie orientale et dans la région australo-papoue; A.sylvaticum en est l'unique représentant éthiopien (maquis du Cap).

Les Amblyomma de groupe d'A.geoemydae (Cantor, 1847) sont également très anciens, parasites de reptiles en Amérique néotropicale, en Asie orientale, dans la région australo-papoue; ils sont absents d'Afrique, mais représentés à Madagascar par A.chabaudi Rageau, 1964.

En Amérique néotropicale existent d'autres sous-genres, Haemalastor Koch, 1844, Dermionna Tonelli-Rondelli, 1938, parasites d'édentés Xénarthres, typiques justement de la faune sud-américaine ayant évolué isolément au Tertiaire Paléogène. Le sous-genre Anastosiella T.S. Dias, 1963 est associé aux carnivores américains et aux lamas, groupes plus récents; ce dernier groupe d'espèces est particulièrement intéressant, car il est un exemple d'évolution d'Amblyomma sensu lato vers des types néogènes comme Dermacentor et permet, sinon d'illustrer la généalogie de ces derniers, du moins d'imaginer les modalités du passage; il faut ajouter que tout semble assigner une origine précisément nord-américaine aux Dermacentor.

Habitat

Les Amblyomma sont présents dans des types de végétation très variés, situés entre les tropiques ou soumis à des conditions tropicales, en savane aussi bien que dans les forêts équatoriales ombrophiles.

Microhabitat

Chez les Amblyomma télotropes le cycle ne s'accompagne à aucun stade de la situation hypogée, déterminant la disparition du genre à l'approche des conditions de sécheresse tropicales. La non-obligation d'endophilie est parallèle à l'absence de sélectivité des immatures vis-à-vis des petits vertébrés pholéophiles; si l'occasion fait évoluer une larve ou une nymphe d'Amblyomma sur un rongeur de terrier, l'hôte a été abordé à la surface du sol, et d'autre part, la tique à jeun au stade suivant s'échappe du terrier à la recherche d'un nouvel hôte.

Chez les Amblyomma monotropes, il est possible d'observer quelques exceptions à la tendance générale exophile. Certaines espèces monoxènes ou sténoxènes (de phylums ou de sous-genre particulier), présentent un microhabitat spécialisé en rapport avec la biologie de leurs hôtes; ce peuvent

être des biotopes relativement étendus et non typiquement hypogés : cavités dans le sol, abris sous roche, trous d'arbres, etc., qui sont des gîtes de repos ou de reproduction d'animaux de taille déjà importante, tels que les pangolins, les tatous, les paresseux; des lignées originales se sont adaptées aux reptiles (Lacertiliens, Ophidiens, Chéloniens) et aux Amphibiens, ainsi qu'à leur biotope riverain ou côtier. Dans d'autres cas l'habitat de la tique et de son hôte n'est pas spécialisé et peut être considéré comme à la limite de la définition du microhabitat; il s'agit seulement de formations particulières naturelles, occupées seulement par des mammifères ordinairement de grande taille (éléphants, rhinocéros, buffles) : rives et îlots marécageux des fleuves ou des lacs, à végétation dense, marécages de deltas, régions inondées des forêts ombrophiles, galeries boisées épaisses des cours d'eau équatoriaux; il s'agit alors de gîtes de repos et de parcours de pâture définis mais non spécialisés.

La raison de cette disposition congénitale pourrait correspondre à la survivance de certains tropismes d'hôte des Amblyomma primitifs qui ont été parasites de reptiles : il n'existait alors aucun des petits mammifères pholéophiles dont l'existence dans les époques suivantes a fait évoluer différemment les types cycliques des Ixodidae sensu stricto; en ce qui concerne les Amblyomma, cette adaptation endophile n'a pu se réaliser que lors de la différenciation, à partir de la souche centrale qu'ils représentent, des lignées d'Haemaphysalis, contemporaines des Marsupiaux et Insectivores, puis des Dermacentor, Hyalomma et Rhipicephalus, contemporains de l'apparition des rongeurs Myomorphes.

Climatologie

Les Amblyomma n'existent pas en dehors de conditions climatiques tropicales, subtropicales ou équatoriales.

Toutes les espèces sont thermophiles. En ce qui concerne l'Ancien Monde la distribution du genre se situe au sud de l'équateur thermique de juillet, qui passe par le Sahara, le désert d'Arabie, le désert d'Iran et le Sin-Kiang; cette distribution tient compte du refroidissement hivernal important de l'intérieur des continents; en Extrême-Orient, sous l'influence de conditions maritimes, certains Amblyomma peuvent présenter une distribution relativement septentrionale, ainsi au Japon ils remontent jusqu'à l'isotherme de juillet des 24-25°C, jusqu'à l'isotherme de janvier des 5°C. Le phénomène semble plus complexe en ce qui concerne l'Amérique néarctique et néotropicale.

En Afrique australe, les Amblyomma sont distribués au nord de l'isotherme de janvier des 20°C (été austral), au nord de l'isotherme de juillet des 10-15°C (hiver austral).

La température représente certainement un facteur limitant la distribution des espèces. Un exemple en est fourni par la comparaison des faunes d'Afrique australe et orientale. Le passage peut en être exprimé par les savanes tropicales australes, au milieu desquelles se situe précisément l'isotherme des 20°C de juillet. Plus au sud le gel se fait sentir un certain nombre de jours par an (carte n°53). Or on remarque une série de variances entre les espèces australes et orientales : A.hebraeum y remplace A.variegatum sur les grands mammifères; A.marmoreum, A.sparsum sur les tortues. Il semble que ce fait soit à rapprocher de l'exophilie des immatures, car dans d'autres genres, chez les espèces présentes en Afrique australe et orientale (Haemaphysalis, Hyalomma), les immatures évoluent sur des hôtes de terriers ou de formations denses abritées.

AMBLYOMMA ASTRION Doenitz, 1909

(carte n°13)

L'hôte spécifique d'A.astrion, dans le cas où il est précisé, est le buffle nain des savanes subéquatoriales angolaises, congolaises et oubanguiennes. Il s'agit de populations de Syncerus caffer nanus non plus exactement de forêt ombrophile ou de forêt-galerie, mais de végétations riveraines dans les savanes subéquatoriales. Ceci rendrait compte des différences dans les parasites associés aux deux formes écologiques du buffle nain; il est parasité en forêt par A.splendidum, et dans les savanes humides de semi-altitude par A.astrion.

Une troisième espèce, A.cohaerens, parasite du buffle noir des savanes orientales, vient en contact avec les aires de distributions des deux espèces précitées dans les savanes équatoriales d'altitude et sur le plateau rhodésien.

Les analogies morphologiques entre A.astrion et A.cohaerens ont fait douter parfois de leur indépendance respective. Or il semblerait, d'après une révision récente des tiques du Congo (ELBL & ANASTOS, 1966, 1 : 33 et 177) que si A.astrion et A.cohaerens arrivent en contact à la limite des savanes oubanguiennes et des savanes orientales d'altitude, ils sont bien distincts; A.astrion correspond à des aires de pluviosité moyenne à saison sèche de 2-3 mois, à fortes chaleurs, tandis qu'A.cohaerens est associé à des zones montagneuses à températures modérées et fortes pluviosités.

La question se pose alors de savoir s'il s'agit véritablement de deux espèces à exigences climatiques distinctes, ou si les différences morphologiques ne sont pas justement en rapport avec le climat régnant sur les aires de distribution; de plus ces deux Amblyomma sont associés à des sous-espèces distinctes des buffles d'Afrique.

Tous les stades d'A.astrion sont exophiles; les préimagos sont cités également sur le buffle.

La plus grande partie de l'habitat d'A.astrion présente des pluviosités annuelles supérieures à 1.000mm; au nord-ouest de l'Angola, cette valeur s'abaisse jusqu'à 750 mm.

AMBLYOMMA COHAERENS Doenitz, 1909

(carte n°13)

Il a été fait allusion aux rapports entre A.cohaerens et A.astrion dans le commentaire relatif à cette espèce.

A.cohaerens est un parasite spécifique du buffle des savanes équatoriales orientales d'altitude et des communautés de montagne d'Afrique, aussi bien dans le massif éthiopien que sur la chaîne volcanique des grands lacs.

En Tanzanie, A.cohaerens a été récolté sur les pourtours du lac Victoria, dans les savanes boisées, à 1.200-1.500 m (4.000-5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 34).

Tous les stades d'A.cohaerens sont exophiles; les adultes ont occasionnellement la possibilité d'infester tous les grands mammifères de la zone où vivent les buffles; les préimagos sont cités d'un certain nombre de grands mammifères et d'oiseaux.

La distribution de l'espèce correspond à des pluviosités presque toujours supérieures à 1.000 mm annuels, en altitude, avec saison sèche courte ou non marquée.

En Tanzanie cependant, c'est dans la zone des 750-1.000 mm que se situe A.cohaerens (YEOMAN & WALKER, 1967 : 34).

Il semble plus particulièrement inféodé à la sous-espèce Syncerus caffer aequinoctialis.

AMBLYOMMA (DERNIOMMA) CUNEATUM Neumann, 1899

(carte n° 18)

A.cuneatum est spécifique à tous les stades des pangolins d'Afrique, Manis tricuspis, M.longicaudata, M.gigantea. Il est très étroitement apparenté à A.javanense Supino, 1897 des pangolins d'Asie orientale; le passage des pangolins en Afrique a dû avoir lieu au Miocène, à partir des formes asiatiques. L'origine des pangolins est obscure. Il est possible que les pangolins et les Xénarthres américains (tatous, fourmiliers, paresseux) aient eu un ancêtre commun, mais dans ce cas la séparation est très ancienne; aucun document paléontologique ne renseigne à ce sujet. Il aurait pu y avoir simplement évolution parallèle à partir de proto-insectivores différents.

Ce parallélisme évolutif s'observe également chez les Amblyomma associés, ceux des pangolins de l'Ancien Monde se rapprochent plus des Amblyomma (Dermiorma) des Xénarthres sud-américains que d'aucun autre sous-genre ou groupe d'espèces d'Amblyomma. Cela tient peut-être au fait que dans l'un et l'autre cas les parasites de chacun de ces groupes de mammifères se sont différenciés à partir d'Amblyomma sensu lato préexistants, parasites de reptiles et d'extension pantropicale remontant au Crétacé.

Habitat

Amblyomma compressum, spécifique des pangolins de forêt, est distribué dans les mêmes zones de végétation que ses hôtes : forêt dense humide équatoriale, îlot de forêt et forêt-galerie de la mosaïque forêt-savane guinéo-oubanguienne et congolaise; il est également présent dans les formations denses des savanes boisées d'altitude autour du lac Victoria et dans les communautés de montagne du Kivu.

Microhabitat

Le microhabitat particulier à l'espèce est constitué par les refuges et gîtes des pangolins : terriers, abris sous roches, arbres creux.

Climatologie

L'aire de distribution de A.compressum est caractéristique des régions subéquatoriales et équatoriales d'Afrique, aussi bien d'ailleurs que dans le cas de A.javanense des pangolins d'Asie.

AMBLYOMMA EBURNEUM Gerstaecker, 1873

(carte n° 16)

A.eburneum est spécifique à tous les stades du buffle noir d'Afrique oriento-australe Syncerus caffer caffer.

Habitat

La distribution d'A.eburneum correspond dans sa plus grande part aux communautés de montagne orientales et à la végétation côtière orientale; les populations en sont encore importantes dans la steppe boisée xérophYTE masai, aux alentours des massifs montagneux de la Tanzanie et du centre du Kenya; l'espèce se retrouve également localisée dans les savanes rhodésiennes et dans les savanes tropicales australes et du Transvaal.

En Tanzanie, d'après une enquête récente, A.eburneum est distribué dans les vallées de montagne et dans les savanes basses indifférenciées de la Rufiji, entre 600 et 4.500 m (200-1.500 ft) dans des zones recevant de 750 à 1.500 mm de pluies annuelles (35-60 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 35).

L'espèce a été souvent confondue avec A.gemma; ce dernier, pour sa part, est représentatif, en même temps que Rhipicephalus pravus des steppes boisées xérophytes masai et somaliennes; son habitat normal est donc différent de celui de A.eburneum, quoique les deux espèces puissent coexister sur la zone limite de leurs distributions respectives.

Microhabitat

Les adultes de A.eburneum sont exophiles et se tiennent dans le tapis graminéen ou herbacé des steppes et des savanes d'Afrique orientale. Les immatures sont vraisemblablement exophiles, comme dans le cas des autres Amblyomma qui présentent un habitat analogue.

Climatologie

A.eburneum présente des exigences moyennes du point de vue de la pluviométrie; sa distribution se situe entre les isohyètes de 500 et de 1.000 mm annuels; ces nécessités sont intermédiaires entre celles de A.gemma, qui est nettement plus xérophile, et celles de A.cohaerens, qui est une espèce d'altitude relativement hygrophile.

AMBLYOMMA FALSOMARMOREUM Tonelli-Rondelli, 1935

(carte n° 17)

Les adultes d'A.falsomarmoreum sont principalement parasites des tortues terrestres dans les steppes xérophytes somaliennes et masai, dont ils constituent un élément faunistique caractéristique.

Malgré la sécheresse générale de l'aire occupée par A.falsomarmoreum, les divers stades ont un microhabitat plus abrité du fait que les tortues creusent des terriers ou fréquentent régulièrement ou en permanence des formations denses, humides dans les bas-fonds ou à proximité de l'eau. La tique n'est donc plus véritablement exophile, mais cryptophile.

Du fait de sa spécialisation en ce qui concerne les hôtes, A.falsomarmoreum n'est vraisemblablement pas exophile; il doit se tenir sur le sol des fourrés humides ou dans les terriers de tortues; le phénomène est analogue chez tous les Amblyomma parasites de reptiles.

L'aire d'habitat de A.falsomarmoreum est remarquablement sèche, avec des pluviosités annuelles allant de 250 à 750 mm; l'espèce n'est cependant pas aussi xérophile que ces faits pourraient le faire supposer, ainsi qu'il ressort de ses exigences du point de vue du microhabitat.

AMBLYOMMA GEMMA Doenitz, 1909

(carte n° 12)

A.gemma est parasite à tous les stades des ongulés et carnivores disponibles sur son aire de distribution; les préimagos peuvent également infester les autres mammifères terrestres autres que les rongeurs myomorphes, ainsi que les oiseaux et les reptiles. C'est le même type d'affinités d'hôte que dans le cas d'A.variegatum ou A.hebraeum.

Habitat

En Afrique orientale, les régions sèches sont caractérisées par l'association Amblyomma gemma - Rhipicephalus pravus, en opposition avec l'association Amblyomma variegatum - Rhipicephalus appendiculatus, des zones plus humides; en principe, l'aire de distribution A.gemma - Rh.pravus est une zone saine (clean area), au contraire de l'autre (dirty area) infectée de theilériose et de heart water (WILSON, 1953, 287).

Au Kenya, la distribution de A.gemma est limitée aux régions les plus sèches du nord et du sud; l'espèce est absente à l'ouest et de la plupart des savanes boisées d'altitude au-dessus de 6.500 pieds (1.950 m) (THEILER, WALKER & WILEY, 1956, 83).

En Tanzanie, sa distribution est entièrement comprise dans les steppes xérophytes masai, y compris le prolongement jusqu'au lac Rukwa; il peut s'élever jusqu'à 750-1.800 m d'altitude (2.500-6.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 39).

D'après l'ensemble des références, A.gemma est nettement associé aux types de végétation secs : steppe boisée xérophyte masai, fourré éthiopien; dans la steppe boisée xérophyte somalienne, il est localisé aux galeries boisées des fleuves (notamment tout au long de l'Uebbi Shebeli); A.gemma est l'Amblyomma d'Afrique aux affinités les plus xérophiles.

Climatologie

En Afrique orientale, l'association Amblyomma gemma - Rhipicephalus pravus correspond aux régions recevant moins de 25 inches de pluies annuelles (625 mm) (WILSON, 1953, 287).

La distribution de A.gemma est située dans son ensemble entre les isohyètes des 250 et 750 mm annuels, compte tenu du fait que dans les zones de faible pluviosité l'espèce est localisée dans les biotopes les plus humides.

En Tanzanie, ses limites de distribution se situent entre les isohyètes des 375 et 750 mm annuels (15-30 inches), dans des zones beaucoup plus sèches que pour A.lepidum (YEOMAN & WALKER, 1967 : 39).

AMBLYOMMA HEBRAEUM Koch, 1844

(carte n°12)

A.hebraeum est parasite à tous les stades de tous les ongulés et carnivores disponibles sur son aire de distribution. Les préimagos s'en rencontrent également sur divers lièvres, singes et sur un très grand nombre d'espèces d'oiseaux.

Habitat

En Afrique australe, A.hebraeum existe dans tous les types de savanes : savane boisée à épineux (tree and thorn forest), savane boisée à brousse (tree and bush veld), steppe boisée xérophyte (thorn country); dans deux types de forêt : mosaïque forêt-savane du Zululand (bush and sub-tropical forest), forêt d'altitude du Kenya (temperate evergreen forest); dans les prairies du low veld, il est présent au nord et au sud de la zone (THEILER, 1948, 217), ainsi que dans le Karroo côtier.

A l'est du Botswana, en Rhodésie et au Mozambique, les références montrent son association à la savane boisée tropicale australe, à la mosaïque côtière du Mozambique; mais la savane boisée subtropicale rhodésienne (au sud du Save au Mozambique; dans tout l'îlot de Rhodésie) est exclue.

Les formations à Brachystegia semblent incompatibles avec son existence (THEILER, 1962, 50).

Il semble que le facteur limitant son extension d'une façon impérative soit le passage du type climatique tempéré pré tropical austral au type tropical proprement dit. Ce passage correspond aux savanes tropicales australes, où précisément A.hebraeum se raréfie et par où passe l'isotherme des 20°C de juillet (hiver austral). A.hebraeum, adapté à subir un nombre plus ou moins important de jours de gel dans l'année, disparaît dans les savanes subtropicales rhodésiennes devant A.nocens, qui certainement pour sa part ne peut subsister au cours des gelées, l'exophilie des immatures l'exposant directement aux effets du climat.

Des références isolées d'A.hebraeum dans d'autres zones correspondent très certainement à des introductions de nymphes fixées sur oiseaux.

Microhabitat

Au début du siècle, LOUNSBURY (1906, 282) avait déjà indiqué la préférence de A.hebraeum pour le veld ombragé, avec des buissons et des arbres, et son absence des savanes ouvertes; l'ombre favorise la fraîcheur et l'humidité des gîtes de ponte et de métamorphose; tous les stades à jeun se tiennent à la surface du feuillage; dans certains cas les larves sont parfois exceptionnellement nombreuses à l'extrémité des feuilles (on a pu dénombrer 2.250 larves sur les cinq derniers centimètres de tiges et de feuilles de graminées).

Pour THEILER (1948, 217), l'élément végétal le plus important au maintien de A.hebraeum est constitué par les fourrés et broussailles; l'espèce est absente quand manquent ces formations, surtout, quand elles

sont remplacées par la brousse épineuse; dans les pays très ouverts, les biotopes favorables se rencontrent seulement dans les galeries boisées, le long des cours d'eau. En savane boisée, A.hebraeum est présent jusqu'à 4.000-5.000 pieds (1.200-1.500 m); dans le low veld, jusqu'à 3.000-3.500 pieds (900-1.050 m).

Tous les stades sont exophiles, les immatures comme les adultes.

Climatologie

En comparant la distribution de A.hebraeum avec les courbes de pluviosité, on constate la raréfaction ou disparition de l'espèce par moins de 15-20 inches de pluies annuelles en savane boisée (375-500 mm), par moins de 20-25 inches dans le low veld (500-625 mm); la distribution ne recouvre pas de zone recevant plus de 40 inches par an (1.000 mm); au total c'est une espèce moyennement hygrophile (bien moins que A.variegatum) sous un climat exclusivement tropical.

AMBLYOMMA LEPIDUM Doenitz, 1909

(carte n° 12)

A.lepidum présente les mêmes affinités d'hôte que A.gemma ou A.variegatum : tous les stades sur ongulés et carnivores, préimagos sur lièvres, singes, oiseaux.

Habitat

Au Kenya, Amblyomma lepidum est considéré comme typique des régions sub-désertique (LEWIS, 1939, 299). En Uganda, il est commun dans les steppes sèches à épineux de Karamoja (WILSON, 1950, 16).

Malgré sa xérophilie, A.lepidum est limité par les conditions semi-désertiques; il n'a pas été trouvé à la Côte des Somalis, il ne s'est pas installé en Egypte, dans la vallée du Nil, par où passent les troupeaux qui se rendent aux abattoirs du Caire, en provenance d'Afrique orientale; au Sudan il est commun dans les savanes centrales et dans les steppes les moins rigoureuses du semi-désert; il disparaît avec l'extrême sécheresse de même qu'avec l'installation de la savane boisée (HOOGSTRAAL, 1956, 222-223).

Si A.lepidum semble en partie associé à A.gemma en raison de ses affinités xérophiles, il s'en distingue cependant en présentant à un degré moindre cette particularité; A.lepidum habite la steppe boisée xérophylite masai, mais est plus rare dans le type somalien correspondant (localisé aux galeries boisées des cours d'eau); par contre, il existe également dans les zones plus humides : fourré éthiopien, savane boisée éthiopienne à Oxytenanthera; il se trouve même au Sudan dans les savanes boisées nord et sud-soudanienne; il semble établi au Proche-Orient dans l'étage méditerranéen chaud, en altitude.

Au nord-est du Sudan, il est associé à Acacia mellifera et A.seyal (KARRAR, 1960, 105; KARRAR, KAISER & HOOGSTRAAL, 1963, 509).

En Tanzanie, A.lepidum est associé d'une façon constante aux steppes xérophylites masai et aux steppes de l'Usukuma, où il est d'ailleurs très abondant, particulièrement dans les aires à baobab, sur des plateaux de 750-1.500 m (2.500-5.000 ft), dans des paysages très découverts à insolation intense. (YEOMAN & WALKER, 1967 : 43). Au total, il est moins xérophile qu'A.gemma.

Climatologie

En Afrique orientale, A.lepidum participe, par sa distribution, à celle de l'association Amblyomma gemma - Rhipicephalus praeus qui n'est établie que par moins de 25 inches de pluies annuelles (625 mm) (WILSON, 1953, 287).

Au Sudan les récoltes de A.lepidum sont peu fréquentes dans les régions recevant plus de 50 inches de pluies annuelles (1.250 mm); la présence de l'espèce en quelque localité de la province Equatoria est difficile à interpréter; dans la zone centrale du Sudan (savane boisée, savane herbeuse, steppe à acacias) les pâturages des hôtes de A.lepidum sont le plus souvent inondés, voire marécageux, malgré la faible hauteur des pluies; il conviendrait de connaître exactement les parages d'infestation (HOOGSTRAAL, 1956, 222) (ces renseignements modifient les conclusions de WILSON).

En Tanzanie, A.lepidum ne semble pouvoir subsister qu'entre les limites de 500 à 750 mm de pluies annuelles (20-30 inches) répartis en une courte saison de précipitations (YEOMAN & WALKER, 1967 : 43).

L'aire de distribution de A.lepidum se situe entre les isohyètes de 400 et 1.200 mm de pluies annuelles, ce qui en fait l'espèce africaine d'Amblyomma la plus xérophile, après A.gemma.

AMBLYOMMA MARMOREUM Koch, 1844

(carte n°17)

A.marmoreum est parasite de reptiles à tous les stades, principalement de tortues terrestres, moins souvent de varans ou de serpents Vipéridés ou Elapidés. Il se présente donc comme triphasique ou monotrope.

Habitat

La distribution d'A.marmoreum coïncide avec le maquis du Cap, le faux Karroo (brokenveld), la savane côtière du Mozambique et du Zululand, la savane tropicale australe du Zambèze et celle du Transvaal.

Microhabitat

Son association à tous les stades avec les tortues lie A.marmoreum à leurs terriers ou à la végétation dense au sein de laquelle elles s'abritent; le biotope de la tique apparaît donc comme endophile ou cryptophile, ce qui lui permet de subsister, comme Amblyomma, dans des zones nettement sèches.

Climatologie

Les zones de végétation indiquées ci-dessus correspondent à des pluviosités de 250 à 625 mm annuels (10-25 inches).

AMBLYOMMA NOCENS Robinson, 1911

(carte n°11)

Une population d'Amblyomma, très proche morphologiquement d'A.variegatum et se substituant à lui, est présente en Rhodésie et au Mozambique, entre le Zambèze et le Save, dans les savanes subtropicales rhodésiennes et les savanes tropicales australes. Le phénomène reproduit exactement le remplacement d'A.variegatum par A.pomposum sur le plateau angolien.

Les différences d'avec A.variegatum typique sont situées, suivant les auteurs, au niveau spécifique (A.nocens) ou subspécifique (A.variegatum nocens), ou considérées comme une variation intraspécifique de populations locales à l'extrémité de l'aire de distribution d'une espèce, sans statut taxonomique propre.

Dans le présent travail, la question a été résolue d'une façon analogue au cas d'A.pomposum, car les deux situations sont parallèles. Comme il s'agit moins ici de systématique que d'étude de distributions, la solution la plus commode est de placer ces deux populations au rang d'espèces.

A.nocens présente les mêmes affinités d'hôte qu'A.variegatum.

AMPBLYOMMA NUTTALLI Doenitz, 1909

(carte n°17)

Les adultes d'A.nuttalli sont habituellement observés sur les reptiles des formations riveraines denses : tortues (principalement Kinixys belliana), varans, Python sebae. Leurs préimagos se rencontrent sur ces reptiles, mais également sur de nombreux oiseaux et mammifères (à l'exception des rongeurs Myomorphes). Par ailleurs A.nuttalli est l'unique Amblyomma les autres Amblyomma de reptiles (surtout de tortues) ont une extension plus limitée.

Tous ces faits, en regard des considérations sur l'origine des Amblyomma éthiopiens, revêtent A.nuttalli d'une signification particulière; il s'agirait avec lui d'un des Amblyomma les plus anciens (avec A.tholloni de l'éléphant), ou d'un descendant direct; ses ascendants auraient donné les autres Amblyomma de reptiles (très proches morphologiquement), mais également les Amblyomma d'ongulés (d'abord ceux des rhinocéros, puis des porcins, enfin des ruminants). Les hôtes des immatures d'A.nuttalli manifestent cette ubiquité qui a rendu possible l'adaptation aux mammifères d'Amblyomma adultes.

Inversement, la facilité avec laquelle les immatures des Amblyomma des groupes de A.variegatum et A.hebraeum se gorgent sur reptiles, est un signe supplémentaire de cette origine à partir de parasites de reptiles.

Habitat

Dans la savane boisée tropicale nord-soudanienne, A.nuttalli habite des formations particulières : palmeraies côtières du Sénégal (niayes), zones d'inondation du Logone-Chari, etc., il est plus fréquent

dans la savane boisée tropicale sud-soudanienne, la savane boisée subéquatoriale guinéo-oubanguienne et congolaise, la savane boisée subéquatoriale orientale d'altitude, la mosaïque côtière orientale forêt-savane, la savane boisée subtropicale rhodésienne, la savane boisée tropicale australe à mopané, la mosaïque côtière forêt-savane du Mozambique-Zululand, le faux Karroo et le Karroo côtier. Il est très rare dans les steppes xérophytes, de type sahélien ou somalo-masaï.

Dans les steppes xérophytes de l'Usukuma, A.nuttalli est rencontré entre 600 et 1.500 m (2.000-5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 45).

A.nuttalli est une espèce panéthiopienne dont l'établissement dans la forêt ombrophile équatoriale permet d'interpréter son extension dans les savanes africaines dans les galeries forestières et toutes formations riveraines.

Microhabitat

Sur toute son aire de distribution, A.nuttalli est toujours localisé, soit d'une façon relative dans les régions humides, soit d'une façon précise dans les régions plus sèches en raison du biotope particulier des hôtes qui fréquentent fourrés et broussailles à proximité des cours d'eau.

Climatologie

La fréquence de A.nuttalli dans les diverses zones de son aire de distribution permet de constater que l'espèce est bien établie dans les régions recevant plus de 1.000 mm de pluies annuelles, qu'elle est toujours localisée dans les régions à pluviosité moindre recevant au minimum 750 mm de pluies par an.

En Tanzanie, son aire de distribution correspond à des pluviosités annuelles de 500-1.500 mm (20-60 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 45)

AMBLYOMMA PAULOPUNCTATUM Neumann, 1899

(carte n°16)

A.paulopunctatum est associé fondamentalement au potamochère dans la forêt équatoriale ombrophile; il ne se retrouvera ailleurs que dans les îlots forestiers et les galeries riveraines des savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes, congolaises et katangaises, et dans les savanes

équatoriales d'altitude de l'Uganda.

Les adultes sont signalés comme parasites occasionnels du phacochère de savanes, du buffle et de l'éléphant en forêt, du porc dans les villages forestiers.

La fréquence élevée de récoltes de A.paulopunctatum sur le potamochère, dans les conditions naturelles, indique une association avec les régions le plus souvent fréquentées par ce mammifère, c'est-à-dire les marécages riverains des lagunes et les abords des cours d'eau en forêt, et non pas avec le sous-bois ferme de cette même formation. Ce microhabitat est donc très localisé. Il est entièrement comparable à celui de Rhipicephalus complanatus, , également parasite du potamochère de forêt.

Le climat dominant sur l'aire de distribution de A.paulopunctatum est du type équatorial humide, à pluviosités annuelles dépassant 1.500 mm, atteignant parfois 3.000 mm et plus, réparties pratiquement sur toute l'année; cette humidité est maintenue constamment à saturation par la masse végétale de la forêt.

AMBLYOMMA PERSONATUM Neumann, 1901

(carte n°16)

A.personatum, parasite spécifique du rhinocéros Diceros bicornis, présente une distribution très limitée par rapport à A.rhinocerotis, associé aux rhinocéros dans tout leur domaine éthiopien. A.personatum semble lié aux formations riveraines dans les vallées au milieu des steppes xérophytes masai aux alentours des massifs du Kenya et du Kilimandjaro.

Sur ce dernier, en Tanzanie, les points de récolte d'A.personatum se situent sur la bordure des steppes masai et des communautés de montagne entre 1.200 et 1.350 m (4.000-4.500 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 45).

AMBLYOMMA POMPOSUM Doenitz, 1909

(carte n°11)

La distribution d'A.pomposum coïncide avec celle des savanes subtropicales angoliennes et au secteur occidental des savanes subtropicales rhodésiennes (au nord du Zambèze, à l'ouest des lacs Tanganyika et Nyassa). A.pomposum représente certainement une espèce caractéristique du secteur angolien de la sous-région orientale; son extension seulement partielle dans les savanes voisines peut être mise en rapport avec la pluviométrie : il n'existerait plus par moins de 1.000 mm annuels.

C'est une espèce d'altitude, établie entre 1.000 et 2.000 m (entre 1.400 et 1.700 au Katanga : ELBL & ANASTOS, 1966, 1 : 73). Ce n'est cependant pas une espèce de grande altitude, car elle n'existe pas dans les communautés ou prairies de montagne. Les références correspondant aux savanes boisées équatoriales victoriennes concernent peut-être des formes très ponctuées d'A.variegatum; la confusion est encore plus facile quand il s'agit de femelles.

Sur le plateau angolien, A.pomposum remplace totalement A.variegatum; dans les savanes angoliennes à l'est de ce plateau et dans les savanes rhodésiennes, les deux espèces coexistent. L'exclusion d'A.variegatum de la plus grande part des savanes d'Angola est difficile à interpréter car il est établi ailleurs aux mêmes altitudes. Cette exclusion pourrait n'être aussi bien qu'une apparence, et A.pomposum représenter une souche dérivée morphologiquement et biologiquement de A.variegatum; un fait analogue s'observe plus clairement avec A.nocens en Rhodésie et au Mozambique.

A.pomposum possède les mêmes références d'hôte que A.variegatum : adultes sur ongulés et carnivores, préimagos sur les mêmes, sur lièvres, rongeurs (sauf les Myomorphes), les oiseaux, les reptiles.

L'aire d'extension d'A.pomposum se situe dans des régions relativement humides, recevant de 1.000 à 2.000 mm de pluies annuelles; l'humidité au sol est régularisée du fait de la longueur des saisons pluvieuses (5-7 mois) et des effets de l'altitude.

AMBLYOMMA RHINOCEROTIS (De Geer, 1778)

(carte n°14)

L'aire de distribution d'A.rhinocerotis est coextensive à celle de ses hôtes spécifiques Diceros bicornis et Ceratotherium simum. Il ne semble pas qu'il y ait de renseignements publiés concernant la biologie des immatures d'A.rhinocerotis (pas plus d'ailleurs que sur ceux d'A.personatum et Amblyocentor rhinocerinus, autres parasites des rhinocéros).

En Tanzanie, les références les plus nombreuses d'A.rhinocerotis concernent les steppes xérophytes masai, de steppes de l'Usukuma et les savanes subtropicales rhodésiennes, entre 1.200 et 1.500 m (4.000-5.000 ft); l'ensemble de cette aire reçoit 500-1.000 mm de pluies annuelles (20-40 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 47).

Il faut ajouter aux zones précitées comme habitat d'A.rhinocerotis les savanes équatoriales d'altitude, les communautés de montagne, les savanes subéquatoriales katangaises, les savanes subtropicales australes et la végétation côtière du Mozambique et du Zululand. Sur le massif d'Ethiopie, ce sont les savanes tropicales et les prairies de montagne qui sont en cause.

Il faut préciser que dans toutes les zones citées A.rhinocerotis (comme les autres tiques de rhinocéros) est confinée aux endroits de séjour habituel de ses hôtes, c'est-à-dire dans les formations riveraines denses; ceci explique la présence de l'espèce dans des zones aussi différentes que les prairies de montagne ou les savanes d'altitude et les steppes xérophytes.

AMBLYOMMA SPARSUM Neumann, 1899

(carte n° 18)

Les hôtes cités dans les récoltes d'A.sparsum le font apparaître, en ce qui concerne les adultes, comme parasite concurremment de reptiles ou de mammifères. Si la plupart des références mettent en cause les rhinocéros, très nombreuses sont celles de tortues terrestres, de vipères heurtantes ou autres reptiles (python, varan). Des récoltes occasionnelles sur l'éléphant ou sur buffle indiquent des passages plus ou moins habituels de ces derniers dans les parages fréquentés par les rhinocéros.

L'équivalence dans les préférences d'hôte observées chez les immatures d'A.nuttalli s'observe chez les adultes dans le cas d'A.sparsum; qu'il s'agisse précisément des rhinocéros s'accorde avec l'habitat de ces derniers dans les formations riveraines denses plutôt que dans les steppes et savanes, en paysage ouvert. A.sparsum se place donc naturellement entre A.nuttalli et les Amblyomma de ruminants (groupes de A.variegatum et A.hebraeum) dans la série d'adaptation progressive des tiques de reptiles à des mammifères; A.marmoreum et A.falsomarmoreum, très voisins d'A.sparsum, demeurent proprement des parasites de reptiles.

Habitat

A.sparsum existe dans la savane boisée équatoriale orientale d'altitude, dans la savane boisée subtropicale rhodésienne; en dehors de ces zones, la distribution de l'espèce est plus localisée, soit en altitude dans les communautés de montagne afro-alpines, soit dans les régions sèches comme les steppes boisées xérophytes somaliennes et masai; dans le

bassin du Chari, A.sparsum a été récolté dans la savane boisée tropicale nord-soudanienne et à proximité du lac Tchad.

En Tanzanie, il est associé à la végétation côtière, aux steppes xérophytes masai et de l'Usukuma, aux savanes rhodésiennes et aux communautés de montagne, entre 1.000 et 1.650 m (3.500-5.500 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 50).

Microhabitat

Les adultes de A.sparsum sont exophiles, mais ne tiennent pas dans la totalité de la couverture herbacée. La grande fréquence de leur parasitisme, soit sur les reptiles tels que les tortues, soit sur les rhinocéros, indique que cette espèce est associée à la végétation dense et aux fourrés humides en bordure des cours d'eau ou des marécages. C'est en raison de cette écologie particulière que des vertébrés aussi défférents que les reptiles et les rhinocéros peuvent être parasités par la même espèce, qui ne se retrouve pas d'autre part, sinon exceptionnellement, sur d'autres mammifères.

Climatologie

Les pluviosités annuelles observées sur l'aire de distribution de A.sparsum vont dans leur ensemble de 500 à 1.500 mm; les exigences hygrométriques de l'espèce sont satisfaisantes d'autre part en raison du microhabitat particulier dans les régions humides, ce qui fait que son existence est possible dans des zones redevant moins de 500 mm par an.

En Tanzanie, sa distribution s'inscrit entre les isohyètes des 500 et 1.000 mm de pluies annuelles (20-40 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 50).

AMBLYOMMA SPLENDIDUM Giebel, 1877

(carte n°13)

A.splendidum est associé fondamentalement avec le buffle de forêt, Synceris caffer nanus. Il est comme son hôte distribué dans la forêt ombrophile équatoriale, et dans les formations riveraines dépendantes des savanes subéquatoriales voisines : guinéo-oubanguiennes, congolaises, katangaises.

Il est secondairement parasite de grands ongulés de forêt comme le bongo, ou de galeries riveraines et bordures denses de marécages comme le kobo onctueux; le bétail se trouve parfois parasité dans les mêmes conditions.

Les adultes sont exophiles dans la végétation dense ou sous couvert forestier; les préimagos le sont également, mais ils peuvent infester de nombreuses espèces de mammifères : ongulés divers de forêt, carnivores, aulacode, etc.

Les distributions d'A.splendidum et du buffle de forêt s'opposent à celles du buffle de savane, Syncerus caffer subsp., et de ses tiques A.astrion, A.cohaerens et A.eburneum dans divers secteurs d'Afrique centrale et orientale. Que les buffles de forêt et de savanes soient considérés comme sous-espèces ou comme espèces distinctes, les différences existant dans leurs distributions et leurs habitats font que les Amblyomma associés ont des distributions coïncidant entièrement avec celles de leurs hôtes.

AMBLYOMMA (HOOGSTRAALIA) SYLVATICUM (De Geer, 1778)

(carte n°18)

A.sylvaticum appartient à la souche la plus ancienne d'Amblyomma sensu lato, d'affinités d'hôte avec les reptiles, surtout les tortues, et de distribution gondwanienne réalisée vraisemblablement dès le Jurassique, en Amérique néotropicale, sud de l'Afrique (Capenside), Asie orientale et Australo-Papouasie.

A.sylvaticum, associé à la tortue terrestre Chersine angulata, est restreint au maquis du Cap, aux zones voisines de l'ouest du Karroo (petit Namaland) et au Karroo côtier.

Le microhabitat de la tique est certainement lié aux terriers des tortues du Cap; l'espèce est donc vraisemblablement endophile.

AMBLYOMMA THOLLONI Neumann, 1899

(carte n°15)

A.tholloni, spécifique des éléphants d'Afrique se distingue de tous les Amblyomma éthiopiens par sa morphologie, qui évoquerait plutôt celle d'espèces néotropicales. Il semble qu'on ait affaire avec lui à une souche très primitive, ce qui s'accorde avec l'apparition ancienne des ancêtres des éléphants en Afrique (Mastodontoïdes : avant qu'ils disparaissent, leur parasite serait passé sur les éléphants actuels d'origine

asiatique, à la fin du Tertiaire, par substitution d'hôtes occupant la même niche écologique. De son côté, cette souche récente des éléphants aurait apporté Amblyocentor circumguttatus et divers Rhipicephalus qui devaient donner les actuels Rh. dux et Rh. maculatus, suivant les voies d'immigration ou les aires d'établissement.

Habitat

La distribution d'A. tholloni coïncide avec celle des éléphants en Afrique occidentale et orientale, mais non en Afrique australe tempérée; il est remarquable que les autres tiques spécifiques n'occupent qu'une partie de cette aire, présentant parfois des exclusions mutuelles.

Dans les savanes sèches ou subtropicales, A. tholloni est localisé aux parages fréquentés des éléphants : galeries riveraines, végétation des bords de marécages, etc.; dans les savanes subéquatoriales, la distribution est moins restreinte, les surfaces de pâturages des hôtes étant très étendues. Dans l'ensemble la distribution d'A. tholloni est en rapport avec les zones suivantes : savanes tropicales nord-soudaniennes et subtropicales sud-soudaniennes (localisé), parfois steppes xérophytes du sahel (très localisé), savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes, congolaises et katangaises, forêt ombrophile équatoriale, savanes boisées équatoriales orientales d'altitude, savanes subtropicales rhodésiennes et angoliennes, savanes tropicales orientales basses, steppes xérophytes masai, végétation côtière du Mozambique et du Zululand, savanes tropicales australes et du Transvaal.

En Tanzanie, A. tholloni se trouve aussi bien dans les steppes xérophytes masai ou de l'Usukuma, que dans les savanes rhodésiennes ou la végétation côtière, entre 150 et 1.500 m (500-5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 52).

Microhabitat

Tous les stades d'A. tholloni sont exophiles, dans les formations denses riveraines ou sous couvert sylvestre, ce qui rend possible la présence de la tique, plus ou moins abondante et localisée, au milieu de zones climatiquement très différentes.

Climatologie

L'aire de distribution de l'espèce correspond dans son ensemble à des pluviosités de 1.000-1.250 mm annuels; ces valeurs peuvent s'abaisser lors de localisations riveraines ou dans des bassins d'inondation dans les zones tropicales typiques.

AMBLYOMMA VARIEGATUM (Fabricius, 1794)

(carte n° 11)

A.variegatum est l'Amblyomma le plus commun d'Afrique intertropicale, sur les mammifères domestiques et sauvages. Son importance en parasitologie fait que les études et observations à son sujet sont nombreuses. Il est certainement l'espèce la mieux connue dans tout le genre Amblyomma sensu lato.

Ses préférences d'hôte sont extrêmement larges, quoique définies. Les adultes d'A.variegatum sont potentiellement parasites de tous les ongulés et carnivores sur l'aire de distribution de la tique, ainsi que de gros rongeurs comme le porc-épic; d'autre part, les préimagos peuvent se gorger sur reptiles, sur tous les oiseaux, mais en particulier les terri- coles (Galliformes, Gruiformes), et presque tous les mammifères: ongulés, carnivores, singes, lièvres, rongeurs Hystricomorphes et Sciurormorphes, hérisson. Citer les hôtes d'A.variegatum reviendrait à passer en revue presque tous les vertébrés terrestres d'une région, à l'exception des insectivores Soricidés et des rongeurs Myomorphes.

Habitat

En Tanzanie, A.variegatum est abondamment représenté dans tous les types de végétation, depuis la mosaïque côtière, les savanes rhodésiennes, les communautés de montagne, jusqu'aux steppes xérophytes de l'Usukuma et aux steppes masai (où il est localisé et peu abondant; il est généralement absent des zones à baobab. En fait, il est présent partout, depuis la côte jusqu'à 2.800 m (7.000 ft); son abondance est maximale sur le pourtour du lac Victoria (YEOMAN & WALKER, 1967 : 56).

En Afrique orientale l'association Amblyomma variegatum - Rhipicephalus appendiculatus s'étend sur les savanes d'altitude du Kenya et de l'Uganda jusqu'au Nyassaland et au Mozambique, sur la bande côtière humide; dans les zones plus sèches, il existe des populations isolées aux points de végétation plus dense, le plus souvent le long des cours d'eau ou autour des lacs (WILSON, 1953, 287).

Ce point de vue a été précisé et nuancé récemment d'après les observations faites en Tanzanie. Voici les conclusions de YEOMAN & WALKER (1967 : 56-57). Là où est présent Rh.appendiculatus est toujours présent A.variegatum; les zones à fortes infestations par A.variegatum sont très favorables à l'existence de Rh.appendiculatus, en plus ou moins grand nombre; à la limite des zones présentant les conditions les plus favorables pour les deux espèces, Rh.appendiculatus, plus sensible, disparaît rapidement au passage vers les zones moins favorables, tandis que les populations d'A.variegatum décroissent régulièrement et que l'aire de distribution de ce dernier déborde largement celle du Rhipicephalus.

D'après l'ensemble de la distribution, on constate la présence de A.variegatum dans les zones de végétation suivantes :

a) dans l'Ouest-Africain

- steppe boisée xérophYTE sahélienne sud (ou sahélo-soudanienne) : distribution localisée aux zones d'inondation des fleuves et aux galeries boisées des cours d'eau permanente;

- savane boisée tropicale nord-soudanienne; savane boisée tropicale sud-soudanienne; savane boisée subéquatoriale guinéo-oubanguienne; ces savanes correspondent à l'habitat normal de l'espèce où elle est de beaucoup la plus abondante numériquement par rapport à l'ensemble des tiques des grands mammifères domestiques et sauvages;

- mosaïque forêt-savane équatoriale; ici A.variegatum ne se trouve plus que dans les clairières; cette situation ne correspond pas vraisemblablement à une distribution originelle : il a été importé avec le bétail; dans ces régions les herbivores sauvages ne sont parasités par lui que rarement; le même phénomène a lieu dans la formation australe analogue, la mosaïque forêt-savane congolaise; il est complètement absent de la forêt dense humide équatoriale.

b) en Afrique orientale

- savane boisée tropicale éthiopienne à Oxytenanthera; prairie de montagne éthiopienne;

- savane boisée équatoriale d'altitude; prairie de montagne intertropicale; étage inférieur de la communauté afro-alpine;

- mosaïque côtière forêt-savane orientale;

- savane boisée subtropicale rhodésienne (A.variegatum est remplacé entre le Zambèze et le Save par A.nocens).

c) Madagascar

- forêt dense sèche du nord-ouest; dans la savane herbeuse malgache des plateaux, la distribution est localisée et ne dépasse jamais mille mètres en altitude; l'espèce n'est pas originaire de l'île, elle y a été importée avec le bétail du continent africain et a pu se maintenir dans les zones mentionnées.

Du point de vue de l'altitude, en Afrique centrale, A.variegatum n'existe plus au-dessus de 2.000 m (SCHOENAERS, 1951, 371 : Rwanda-Burundi). Au Yemen, A.variegatum est trouvé couramment entre 2.500 et 5.000 pieds (750-1.500 m), dans les vallées à végétation normale et sur les pentes, mais il est absent des zones inférieures désertiques ou à plus grande altitude dans les régions dénudées; les références concernant les récoltes en plaine désignent des collections d'abattoir, sur du bétail provenant des montagnes; en Erythrée A.variegatum est commun à 7.500 pieds (1.250 m).

Microhabitat

Au Cameroun les larves à jeun ont été observées souvent en très grand nombre sur les graminées et les herbes basses, le long des chemins du bétail, en attente des hôtes (RAGEAU, 1953, 1090).

Au Kenya les adultes à jeun se tiennent à l'affût sur les herbes à 3-4 pieds du sol (90-120 cm), dans les savanes ouvertes à buissons et arbustes plutôt que dans les savanes très boisées (LEWIS, 1931, 151; 1934, 1-67).

L'espèce a été signalée dans des gîtes domestiques, associée à la présence du bétail et s'attaquant éventuellement à l'homme dans ces conditions (SMITH, 1955, 419).

D'une façon générale, les gîtes de ponte et de pupaison sont situés au niveau du sol, au pied des touffes de graminées ou dans les broussailles, parfois légèrement enfoncés dans la terre; les préimagos n'ont pas de tactisme hypogé et fréquentent exceptionnellement les terriers; de toute façon, ils doivent en ressortir après la pupaison.

Habituellement les larves et nymphes à l'affût se tiennent sur les herbes, graminées, buissons, à portée des grands mammifères qui passent, mais elles peuvent aussi bien se déplacer au niveau du sol où elles attaquent reptiles et oiseaux. Le comportement des adultes est analogue à celui des immatures, soit qu'ils attendent à l'extrémité des graminées ou des plantes basses, en posture d'affût, soit au contraire qu'ils courent à la surface du sol.

Climatologie

En Afrique orientale, la zone caractéristique de l'association Amblyomma variegatum - Rhipicephalus appendiculatus reçoit plus de 25 inches de pluies annuelles (625 mm); cette zone est très importante puisqu'elle est celle des enzooties de theilérioses et de heart-water; le minimum pluviométrique de 25 inches est d'ailleurs le seul facteur commun qui intervienne dans l'écologie de A.variegatum et Rh.appendiculatus, parmi tous ceux qui déterminent leurs distributions respectives (facteurs édaphiques, botaniques, thermiques, etc.).

En Afrique occidentale, le facteur déterminant la distribution de A.variegatum est d'ordre hygrométrique et, parallèlement, pluviométrique; l'espèce n'est bien établie que dans les régions recevant au moins 500 mm de pluies annuelles, réparties sur 3-4 mois, jusqu'à des pluviosités de 2.000-3.000 mm; à ce moment le facteur limitant n'est pas la pluviométrie en elle-même mais la densité et la hauteur de la couche végétale : A.variegatum n'existe plus alors qu'en savane ouverte ou en clairière (cf. les commentaires sur l'habitat). D'autre part, A.variegatum ne semble pas

étroitement dépendant des facteurs thermiques, c'est-à-dire qu'il l'est dans la même mesure que le genre Amblyomma dans son ensemble. La distribution de A.variegatum montre qu'il est situé au sud de l'isotherme des 32°C de juillet, des 23°C de janvier dans l'hémisphère nord; au nord de l'isotherme des 20°C de juillet, des 25-30°C de janvier dans l'hémisphère sud. Rien dans les facteurs thermiques ou pluviométriques ne permet d'expliquer son absence au sud du Zambèze et sur le plateau angolien.

En Tanzanie, A.variegatum est présent entre les isohyètes des 450-2.750 mm (15-110 inches), mais il est peu abondant entre 350 et 1.000 mm (YEOMAN & WALKER, 1967 : 56).

Si d'autre part la valeur absolue des précipitations ne semble pas un facteur critique, le type de répartition des pluies au cours de l'année peut rendre compte de l'absence dans certaines régions du continent africain. A.variegatum apparaît comme une tique de faible altitude sous les types climatiques tropicaux; il ne se maintient en savane boisée orientale entre 1.000 et 2.000 m qu'en raison du régime subéquatorial des pluies, dans tout le massif d'altitude des grands lacs; ailleurs, sur le plateau angolien et en Afrique australe, où coexistent régime tropical et altitude au-dessus de 1.000 m, A.variegatum n'existe plus.

A.variegatum disparaît au passage du type climatique tropical vers le type tempéré pré tropical austral : A.hebraeum le remplace sur l'aire laissée libre; il est vraisemblable que A.variegatum ne peut plus subsister lorsque le gel se manifeste au cours des hivers, l'exophilie le rendant constamment sensible aux effets de ce refroidissement (voir le commentaire sur A.hebraeum).

A.variegatum est remplacé sur le plateau angolien par A.pomposum. Il semble qu'il s'agisse là d'une forme d'altitude, différenciée à partir de la souche même d'A.variegatum; l'absence de ce dernier dans ces conditions n'a pas la même signification que l'exclusion d'Afrique australe; elle se rapproche du passage des A.variegatum typiques vers A.nocens dans les savanes tropicales australes et le massif des savanes boisées subtropicales de Rhodésie et du nord du Mozambique.

A P O N O M M A Neumann, 1899

Le genre Aponomma se rattache directement aux Amblyomma sensu lato parasites de reptiles (groupe d'A.geoemydae). C'est Aponomma qui est dérivé d'Amblyomma, par réduction de taille et perte des yeux (qui est ici secondaire, et non primitive comme chez les Ixodidae sensu stricto). Il existe quelques espèces d'Amblyomma déjà proches des Aponomma.

La systématique des Aponomma n'est pas encore résolue d'une façon satisfaisante, car le genre est composite, et les divers groupes d'espèces à l'intérieur d'Aponomma proviennent certainement d'Amblyomma bien distincts. Ainsi les espèces néotropicales sont d'un autre type que celles de l'Ancien Monde. Les Aponomma australiens, certains parasites de reptiles, les autres de mammifères, représentent une autre souche qui d'ailleurs possède des points communs avec les Haemaphysalis primitives (Ap.oudemansi Neumann, 1910 de l'échidné, Ap.auruginans Schulze, 1936, du wombat).

Les Aponomma d'Afrique et d'Asie orientale se groupent en deux lignées, celle des parasites de serpents, plus ancienne, celle des parasites de varans, plus récente; toutes les deux sont vraisemblablement d'origine asiatique, leur différenciation est peut être très ancienne, car serpents et varans sont déjà en place au Néocrétacé. Les Aponomma ont pu apparaître dès cette époque, ou au Paléocène, en même temps que les lignées qui ont donné les Alloceraea, éléments les plus primitifs de la souche des Haemaphysalis. Les serpents et leurs tiques ont pu pénétrer en Afrique à diverses époques du Tertiaire; la distribution d'Ap.latum évoque une extension au début ou au milieu du Tertiaire.

La distribution beaucoup plus localisée des espèces du groupe d'Ap.exornatum et celle des espèces et sous-espèces de varans s'accorde mieux avec la supposition d'une immigration récente de la souche d'origine, à la fin du Tertiaire (Pliocène-Pléistocène), à partir d'Asie.

Les hôtes des Aponomma africains sont des reptiles, à tous les stades; dans tous les cas il ne s'agit pas de spécificité étroite, mais d'une association au niveau du genre (Aponomma du groupe de Ap.exornatum et genre Varanus) ou de la superfamille (Ap.latum et les Ophidiens Pytho-
nidae, Colubridae, Elapidae, Viperidae). Le groupe d'Ap.exornatum peut infester les crocodiles.

Comme dans le cas des Amblyomma parasites de reptiles, les divers Aponomma se retrouvent en général dans des zones climatiques très différentes; cela tient au fait que le microhabitat des Aponomma est toujours abrité, constitué par les terriers des reptiles, les cavités naturelles, creux d'arbres, qu'ils habitent, ou la végétation dense où ils se déplacent (buissons, fourrés), le plus souvent sous couvert arboré ou à proximité de l'eau. Dans ces conditions les Aponomma sont endophiles ou cryptophiles.

Du point de vue de la climatologie, les Aponomma sont thermophiles; ils ne sont représentés que sous les climats tropicaux ou équatoriaux.

APONOMMA ARCANUM (Karsch, 1879)

(carte n°20)

Ap.arcanum est spécifique des varans dans la forêt équatoriale ombrophile. L'identité des espèces du groupe d'Ap.exornatum de la forêt du bassin du Congo n'a pas été vérifiée. C'est Varanus niloticus ornatus qui semble plus particulièrement associé à Ap.arcanum.

APONOMMA EXORNATUM (Koch, 1844)

(carte n°20)

Du fait de la situation très localisée de ses hôtes, les varans, Ap.exornatum n'est pas dépendant du climat général des zones où il existe. En Afrique orientale il pourra donc se rencontrer depuis les steppes xérophytes somalo-masai et kalahariennes jusqu'aux savanes subtropicales angolaises et rhodésiennes, aux savanes tropicales australes et du Transvaal et aux formations humides (végétation côtière orientale du Mozambique et du Zululand, communautés de montagne).

C'est également la conclusion des observations en Tanzanie, où la présence d'Ap.exornatum dans la savane rhodésienne, les communautés de montagne ou la végétation côtière, ne traduit pas les exigences microclimatiques de l'espèce, du fait que les varans, et surtout le varan aquatique, sont toujours localisés aux rives des cours d'eau ou des lacs.

Il faut signaler dans beaucoup de publications les espèces proches d'Ap.exornatum ne sont pas distinguées, et que cette dénomination se réfère alors seulement au groupe d'Ap.exornatum. Il semble que les corrélations entre les divers types morphologiques, et la répartition des exemplaires correspondant à chacun d'eux, soit en faveur de l'existence de populations distinctes sur le plan spécifique ou subs spécifique, et qu'il ne s'agit pas seulement d'un polymorphisme observable sur toute l'aire de distribution de l'espèce.

APONOMMA FLAVOMACULATUM (Lucas, 1846)

(carte n° 20)

Ap.flavomaculatum représente le groupe d'Ap.exornatum dans les savanes d'Afrique occidentale et centrale, sur les varans. Il est présent depuis les steppes sud-sahéliennes jusqu'aux savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes, en passant par les savanes tropicales et subtropicales soudaniennes. En fait, tique et hôtes sont associés soit aux formations riveraines (Varanus niloticus), soit aux fourrés denses (V.exant ematicus) où ils établissent leurs terriers. Ils parasitent parfois les crocodiles.

APONOMMA LATUM (Koch, 1844)

(carte n° 19)

Ap.latum appartient au petit groupe des espèces de distribution panéthiopienne. La raison doit en être à la fois dans le microhabitat très abrité des hôtes et dans l'ancienneté de son extension.

A tous les stades Ap.latum est associé aux serpents. Toutes les espèces de Pythonidae, Colubridae, Elapidae et Viperidae représentent des hôtes potentiels sur l'aire de distribution de la tique. En regard de la fréquence des infestations, il semblerait que les pythons constituent l'hôte originel de la tique, ceci joint au fait que les pythons vrais n'existent que dans les régions orientale et éthiopienne, de même que les représentants du groupe d'Ap.latum ne se trouvent qu'en Afrique et en Asie (continentale ou insulaire); si ce groupe avait été inféodé originellement à d'autres familles d'Ophidiens, il aurait pu se retrouver en Amérique néotropicale sur les serpents appartenant à ces familles.

En Afrique éthiopienne, Ap.latum existe dans toutes les formations humides : forêt équatoriale ombrophile, savanes équatoriales d'altitude, communautés de montagne; dans toutes les savanes subéquatoriales, subtropicales et tropicales; en Afrique australe, dans la savane tropicale du Transvaal, dans la végétation côtière du Mozambique et du Zululand, dans le faux Karroo. En revanche il semble absent ou rare dans les steppes xérophytes saéliennes, somalo-masaï et kalahariennes.

C'est la cryptophilie qui permet à la tique de subsister dans des microhabitats convenables au milieu de zones très différentes du point de vue climatique. La seule limite à son extension est la sécheresse : l'espèce disparaît par moins de 500 mm de pluies annuelles.

APONOMMA OCHRACEUM Neumann, 1901

(carte n°19)

Cette espèce semble dériver d'Ap.latum, si elle n'en constitue pas seulement une sous-espèce représentative des steppes xérophytes somalo-masai, d'où précisément Ap.latum est absent. Ap.ochraceum est associé aux serpents.

APONOMMA RONDELLIAE T.S. Dias, 1955

(carte n°20)

L'unique récolte connue de l'espèce se place dans les steppes xérophytes somaliennes. Il s'agit peut-être d'une forme atypique d'Ap.exornatum.

APONOMMA TRANSVERSALE (Lucas, 1845)

(carte n°19)

A la différence des autres Aponomma, Ap.transversale semble étroitement spécifique des pythons d'Afrique; il n'existe pas d'espèce voisine sur les pythons d'Asie. Sa morphologie surtout caractérisée par un élargissement transversal est unique chez les Ixodoidea. Pour cette raison Ap.transversale est souvent classé dans un sous-genre propre, Neumaniella Lahille, 1905, bien que le terme se trouve inutilisable car préoccupé par Neumaniella Michaelsen, 1903 (Vermes, Oligochaeta).

La plupart des récoltes d'Ap.transversale se place dans les savanes subtropicales soudaniennes et rhodésiennes, ou subéquatoriales guinéo-cubangiennes, katangaises, orientales d'altitude; l'espèce est également présente dans la végétation côtière du Mozambique et du Zululand.

En comparaison des références d'Ap.latum sur pythons, Ap.transversale semble relativement moins fréquent.

BOOPHILUS Curtice, 1892

Tous les Boophilus sont établis dans les zones tropicales et pré-tropicales de l'Ancien-Monde ou en proviennent. B.geigyi et B.decoloratus sont typiquement éthiopiens. B.annulatus d'Eurasie mésogéenne a été importé en Afrique occidentale et en Amérique du nord. B.microplus d'Asie orientale se retrouve en Afrique oriento-australe et à Madagascar, ainsi qu'en Australie et en Amérique néotropicale. La seule espèce qui ne soit pas représentée en Afrique est très localisée, dans les steppes du Proche-Orient, B.kohlsi Hoogstraal & Kaiser, 1960.

La recherche des hôtes ne doit se manifester qu'une fois au cours de l'existence du Boophilus; il se porte fondamentalement vers les grands mammifères herbivores, secondairement vers les carnivores. Par sa nature, le cycle favorise la multiplication de l'espèce dans les conditions domestiques qui présentent à proximité l'un de l'autre l'habitat favorable et l'hôte habituel; la fréquence du parasitisme et son abondance numérique sont telles sur les bovins qu'il pourrait sembler qu'ils représentent un hôte original; la distribution primitive des Boophilus concorde avec celle des bovidés domestiques ou sauvages dans l'Ancien-Monde, et notamment le boeuf, les zébus et les buffles. Il n'est pas possible à l'heure actuelle de savoir si ce parasitisme est primitif ou secondaire. Il ne faut pas se laisser abuser par le terme de Boophilus qui ne peut signifier que les espèces du genre sont obligatoirement les parasites originels du boeuf, car en fait le terme a été créé pour des raisons empiriques et immédiates.

Habitat

L'habitat naturel des Boophilus est situé dans les zones tropicales et intertropicales de l'Ancien-Monde, où ils se retrouvent sur la faune sauvage aussi bien que sur le bétail; dans les zones pré-tropicales chaudes, leur habitat est peut-être secondaire, notamment en ce qui concerne l'Eurasie car ils sont trouvés presque exclusivement sur le bétail.

En raison de la très longue phase parasitaire, les transports de bovins à longue distance ont permis aux Boophilus de s'établir dans des régions où ils n'existaient pas primitivement, mais situées sous des latitudes analogues; ces mouvements de commerce ont été importants dans tout l'océan Indien au cours du Moyen-Age, et à l'échelle de la planète, à partir de la Renaissance. C'est ainsi que B.microplus d'Asie orientale se trouve présent aujourd'hui en Afrique, en Australie et en Amérique du sud; de même B.annulatus du bassin méditerranéen a envahi l'Amérique du nord tropicale et l'Afrique intertropicale. Le fait est particulièrement évident

en ce qui concerne les Amériques, qui ne présentent aucun Boophilus autochtone, ni même aucune espèce de la lignée des Rhipicephalus ou des Hyalomma. C'est seulement dans le cas des Boophilus qu'on a pu assister à des extensions aussi lointaines et aussi importantes; dans les autres genres, les importations n'ont jamais permis un établissement comparable; lorsque le phénomène s'est produit, il y avait toujours des circonstances particulières favorables, le plus souvent lors de l'adaptation à tous les stades d'une tique à son hôte : Rhipicephalus sanguineus et le chien domestique, Argas persicus et le poulet; ces espèces compensaient par le monotropisme la brièveté de chacune de leur phase parasitaire et par l'installation dans un gîte réduit et mobile (cale des navires, cage de poulet, etc.) l'obligation de quitter l'hôte normal pendant le temps des voyages ce que les Boophilus justement ne font pas.

Microhabitat

Les larves des Boophilus sont toutes exophiles, par nécessité puisque les hôtes sont les grands mammifères; quelques récoltes exceptionnelles d'immatures sur des rongeurs de terriers représentent un parasitisme aberrant

Tous les Boophilus sont thermophiles et n'existent que sous des climats du type tropical ou équatorial; de part et d'autre des tropiques, ils se maintiennent sous des types pré-tropicaux chauds, méditerranéens ou centro-asiatiques; il ne semble pas que ce soit le froid hivernal qui limite leur extension, mais bien la nécessité d'une température élevée sur une période prolongée pendant les diverses phases d'organogénèse; le problème est le même pour toutes les tiques représentatives du climat méditerranéen chaud, par exemple : Haemaphysalis sulcata, Hyalomma m. marginatum, Hyalomma d. detritum; il en est de même pour le climat pré-tropical centro-asiatique.

Les pluviosités ne constituent pas un facteur limitant la distribution du genre, tant que les exigences thermiques sont satisfaites. L'aire des Boophilus va des régions désertiques aux zones de pluies équatoriales, qui peuvent dépasser les 2.000mm annuels. Dans les situations extrêmes, les Boophilus montrent alors une distribution restreinte, la plupart du temps en relation avec le bétail domestique, soit dans les agglomérations humaines et les zones de culture riveraines dans le premier cas, soit dans les clairières où les savanes enclavées dans la forêt dans le second cas.

BOOPHILUS ANNULATUS (Say, 1821); Salmon & Stiles, 1901

(carte n°22)

Sous ce nom sont regroupés aujourd'hui des Boophilus distribués sur trois continents, et naguères considérés comme espèces distinctes : B.annulatus (Say, 1821) d'Amérique nord, B.calcaratus (Birula, 1895) de la sous-région méditerranéenne et B.congolensis Minning, 1935 d'Afrique occidentale et centrale. Cette mise en synonymie (HOOGSTRAAL, 1956 : 302) rend évidente l'extension de l'espèce aux temps historiques à la faveur de la phase parasitaire longue sur le bétail. L'espèce est très certainement originaire du bassin méditerranéen. C'est à l'occasion des voyages d'exploration que l'espèce a été transportée par les navires où prenait place du bétail, à partir de la Renaissance. C'est ainsi que les Espagnols ont dû amener B.annulatus au Mexique et au sud-est des Etats-Unis actuels, tandis que les Portugais répandaient la tique à partir des ports du golfe de Guinée. Les B.annulatus d'Afrique nilotique ont d'ailleurs pu arriver soit par la Mer Rouge, soit par voie terrestre, en remontant le Nil (c'est de cette façon également qu'ont été vraisemblablement introduits quelques Hyalomma méditerranéens).

En ce qui concerne la région éthiopienne, B.annulatus est donc une espèce importée; à partir des côtes, il a gagné lentement l'intérieur du pays au gré des déplacements du bétail, dans la formation duquel les taurins ibériques ont certainement joué un rôle important.

Bien que l'extension de B.annulatus ait été donc occasionnelle, l'aire de distribution actuelle reflète certainement les possibilités d'adaptation de l'espèce à de nouvelles conditions climatiques et correspond à un équilibre avec le milieu.

En Afrique intertropicale, B.annulatus s'est établi dans les savanes subtropicales sud-soudaniennes, les savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes et congolaises. Il en existe des populations limitées dans les savanes tropicales nord-soudaniennes dans la province du Blue Nile (Sudan).

En Afrique éthiopienne, B.annulatus n'est signalé que sur le bétail.

Dans l'Ouest-Africain, l'abondance de B.annulatus dans les savanes sud-soudaniennes et guinéennes, son caractère localisé dans les savanes nord-soudaniennes alors que rien ne s'oppose à ce que sa distribution y soit plus étendue, s'expliquent par le fait que la tique n'est pas naturelle dans le pays, mais importée et ne s'est répandue, au hasard des déplacements du bétail à partir des côtes du golfe de Guinée, que dans les zones d'élevage sédentaire du boeuf (Bos taurus), qui ne remonte pas au nord dans la zone du zébu (Bos indicus); celui-ci par contre, transhumant normalement dans les savanes sèches, ne pénètre dans la zone du boeuf que pour se rendre aux abattoirs, l'élevage de ces deux espèces est également pratiqué par des populations ethniquement différentes; il n'y a pas de mouvement

régulier de troupeaux entre les deux zones; dans le cas où les boeufs ont été introduits à partir du sud, en diverses stations d'élevage de la zone nord-soudanienne, ils y ont apporté avec eux B.annulatus, qui s'est maintenu.

BOOPHILUS DECOLORATUS (Koch, 1844); A.Theiler, 1905

(carte n°21)

B.decoloratus est proprement éthiopien et sa distribution n'intéresse que l'Afrique tropicale. Du fait de son importance en parasitologie vétérinaire, c'est sur le bétail qu'il est le plus souvent cité; mais il infeste naturellement les ongulés sauvages sur une partie de son aire de distribution, principalement ruminants; il parasite d'une façon moins habituelle les carnivores.

Cette absence de B.decoloratus sur les animaux sauvages des savanes d'Afrique centrale et occidentale, alors que les bovins zébu des mêmes zones sont abondamment parasités, doit être rapprochée du fait que seul B.geigyi est rencontré dans les zones précitées sur le gibier. Il semblerait que dans les conditions naturelles B.decoloratus ne fasse pas partie de la faune normale des tiques d'Afrique occidentale, alors que B.geigyi en est justement très représentatif. Comme d'autre part le cheptel zébu des savanes centro-occidentales ne peut avoir d'autre origine que nilotique (celui du sahel provient de son côté d'Afrique méditerranéenne), la conclusion logique de tous ces faits est que B.decoloratus représente en Afrique occidentale une espèce introduite, précisément lors des migrations humaines antéhistoriques qui ont amené les zébu à longues cornes dans les savanes soudanienne. Le même phénomène s'est produit avec Rhipicephalus evertsi, lui aussi très étroitement associé au bétail par les modalités de son cycle: il est arrivé en même temps que B.decoloratus. Il est d'ailleurs notable que l'aire d'extension de l'un et de l'autre en Afrique occidentale concorde avec celle du zébu.

Habitat

En Afrique australe, B.decoloratus est présent dans tous les types de boisements: mosaïque côtière forêt-savane (bush and subtropical forest), forêt tempérée de Knysna, maquis du Cap (evergreen scherophyllus bush); dans tous les types de savanes boisées: bankenveld (tree and bush veld), savane boisée à épineux (tree and thorn forest, steppe à épineux (thorn country); dans tous les types de prairie: low veld, high veld, middle veld; il est absent de toutes les formations désertiques: désert à végétation succulente, désert du Karroo, faux Karroo (THEILER, 1949, 255).

Dans la terminologie générale des faciès de végétation, les zones précédemment citées reçoivent la dénomination suivante : mosaïque côtière du Mozambique et du Zululand, forêt tempérée sempervirente de montagne australe, maquis du Cap, savane boisée tropicale australe, savane boisée tropicale australe à mopané, prairies tempérées australes du low veld, du high veld et du middle veld.

En Afrique orientale, la distribution est localisée en populations d'importance variable, faibles dans les steppes sèches, plus fortes dans les savanes humides d'altitude (WILSON, 1953, 287).

Quelle que soit l'abondance relative de B.decoloratus dans les localités de récolte, l'espèce est très largement répandue en Afrique inter-tropicale, et ne semble rare ou absente qu'en forêt équatoriale et à haute altitude (HOOGSTRAAL, 1956, 313).

En Tanzanie, B.decoloratus est présent dans tous les types de végétation, sauf dans les formations côtières et les savanes tropicales basses du Rufiji (YEOMAN & WALKER, 1967 : 67).

En Afrique occidentale, la distribution de B.decoloratus est moins étendue que ce que les références publiées jusqu'à présent semblent indiquer; il est en effet reconnu aujourd'hui qu'il est remplacé dans les savanes soudaniennes et guinéennes par une espèce voisine (B.geigy). Les récoltes contrôlées de B.decoloratus correspondent à la steppe boisée xérophYTE sahélienne sud et à la savane boisée tropicale nord-soudanienne; dans la steppe boisée xérophYTE sahélienne nord, l'espèce est restreinte aux zones riveraines des fleuves (Sénégal, Niger) ou des lacs (Tchad); des populations réduites ou éparées existent dans les savanes subtropicales sud-soudaniennes et dans les savanes subéquatoriales guinéennes; elles représentent vraisemblablement des introductions par les zébu venus du nord car elles se situent le long des grandes voies commerciales. Malgré l'analogie entre les savanes soudano-guinéennes et les savanes soudano-oubanguiennes, B.decoloratus est plus fréquent dans celles-ci, alors que les populations de B.geigy sont pratiquement les seules à représenter les Boophilus du groupe decoloratus du Sénégal au Dahomey.

En Afrique occidentale, centrale et orientale, l'ensemble de la distribution est la suivante :

- steppe boisée xérophYTE sahélienne sud, savane boisée tropicale nord-soudanienne;

- savanes boisées subtropicale sud-soudanienne et subéquatoriale guinéenne : distribution localisée;

- savanes boisées subtropicale sud-soudanienne et subéquatoriale oubanguienne; savane boisée subéquatoriale congolienne; mosaïques forêts-savanes oubanguiennes et congolaises;

- steppes boisées xérophytes somaliennes, steppes boisées xérophytes masai;
- savane boisée tropicale éthiopienne à Oxytenanthera; prairies de montagne intertropicales;
- savane boisée équatoriale orientale d'altitude;
- savane boisée subtropicale rhodésienne, savane boisée subtropicale angolienne;
- savane boisée tropicale australe, typique et mopané.

Habitat

Dans le milieu naturel, B.decoloratus est associé aux buissons, aux arbustes, aux broussailles plutôt qu'aux formations graminéennes étendues (LEWIS, 1933, 289).

Le maintien de l'espèce est très souvent réalisé dans des conditions domestiques ou péri-domestiques dans les agglomérations humaines.

Climatologie

En Afrique australe, la température ne semble pas un facteur limitant vis-à-vis de la survie de l'espèce, car B.decoloratus existe dans des régions à plus de 120 jours de gel par an, aussi bien que dans les zones tropicales; l'altitude ne joue pas grand rôle en elle-même, l'espèce existe depuis le niveau de la mer jusqu'à 2.000 m au Drakensberg. La valeur critique de la pluviométrie réside aux environs de 15 inches par an (375 mm) cet élément est adapté ou modifié par la végétation locale qui détermine l'humidité réelle au sol et dans l'air au contact du sol et de la végétation; en-dessous de 15 inches, B.decoloratus ne se maintient en certaines régions que dans certaines formations boisées, alors qu'il n'existe pas dans d'autres qui présentent la même pluviosité, telles les savanes ouvertes (THEILER, 1949, 255).

Dans la forêt d'Afrique équatoriale B.decoloratus existe seulement dans les clairières ou les zones découvertes (THEILER & ROBINSON, 1954, 447).

Au Rwanda-Burundi, l'espèce ne dépasse pas en altitude 1.950 m (SCHOENAERS, 1951, 371).

Au Kenya, B.decoloratus habite surtout les régions humides, jusqu'à 8.000 pieds (2.400 m) dans les régions boisées et les clairières, rarement dans les régions sèches à broussailles; les températures élevées et le froid sont bien supportés à condition qu'existe l'humidité.

En Afrique occidentale, le minimum de pluviosité correspondant à la limite de distribution régulière de B.decoloratus semble être situé aux environs de l'isohyète des 500 mm annuels; dans les régions plus sèches, l'espèce se rencontre dans des enclaves microclimatiques analogues à des zones plus au sud, surtout à proximité des fleuves, même si dans les conditions locales la pluviosité et la thermométrie sont identiques à celles qui règnent sur l'ensemble de la zone considérée.

Ce minimum de 500 mm est supérieur à celui de 375 défini comme critique en Afrique australe, en fait ces 375 mm sont répartis sur cinq mois pluvieux, alors que les 500 mm nécessaires en Afrique occidentale tombent en une seule saison de trois mois.

Lorsque la pluviosité augmente, B.decoloratus perd son importance numérique en Afrique occidentale, aux environs de l'isohyète des 1.000 mm annuels où il se mêle à B.geigy; il est très rare ou a disparu au sud de l'isohyète des 1.250 mm dans l'Ouest-Africain (de la Guinée au Dahomey).

Pour l'ensemble de l'Afrique, il semble également que les pluviosités supérieures à 1.000 mm annuels soient un facteur de raréfaction de l'espèce.

BOOPHILUS GEIGY Aeschlimann & Morel, 1965, 161

(carte n°21)

B.geigy, dont l'identité a été reconnue tout récemment, est une espèce représentative des savanes centro- et ouest-africaines. Il est régulièrement parasite du bétail dans les savanes subéquatoriales guinéennes et subtropicales sud-soudaniennes occidentales; il semble moins fréquent dans les formations analogues d'Afrique centrale, quoi qu'il y soit présent. C'est le seul Boophilus trouvé sur ongulés sauvages dans ces savanes (phacochère, guib, bubale). Il semble qu'il s'agisse là d'une espèce proprement de la sous-région éthiopienne occidentale, face à B.decoloratus, dont les récoltes sur animaux sauvages font penser que sa distribution naturelle n'intéressait que l'Afrique oriento-australe, avant les migrations de populations humaines nilotiques vers l'Atlantique, qui y ont amené le zébu à longues cornes (zébu peul) porteur de B.decoloratus.

Quoi qu'il en soit de l'immigration vraisemblable de ce dernier, B.geigy semble plus hygrophile que B.decoloratus; si les deux espèces se trouvent conjointement sur le bétail dans les savanes sud-soudaniennes,

B.geigy domine dans les savanes guinéennes au point que B.decoloratus semble absent de Guinée et de Côte d'Ivoire; en revanche, B.decoloratus est seul en place dans les savanes nord-soudaniennes et au sahel, qui sont justement les zones de pâturages du zébu. Dans les savanes oubanguiennes, B.decoloratus est très abondant; cette différence avec les savanes guinéennes est certainement due au fait que les populations bovines y ont été récemment importées pour la plupart et qu'elles se sont infestées des Boophilus transportés par les zébus du Tchad en route vers les abattoirs du Centre-Afrique ou du Congo occidental.

La distribution de l'espèce en Afrique occidentale est limitée par l'isohyète de 1.000 mm de pluies annuelles et par la forêt équatoriale; il est très abondant dans toute cette zone, associé à B.decoloratus entre les isohyètes de 1.000 et 1.250 mm, et le remplace complètement au-delà de cette valeur; B.geigy est associé à B.annulatus sur la plus grande partie de son aire d'extension, et notamment dans les régions recevant au moins 1.250 mm de pluies annuelles.

Lorsque la pluviosité est inférieure à 1.000 mm par an, B.geigy n'existe que dans des conditions localisées, à microclimat humide, comme les palmeraies de niayes, le long de la côte du Sénégal.

En forêt équatoriale, il ne se rencontre que dans les espaces ouverts et les clairières, en relation avec le bétail et non avec les herbivores sauvages.

BOOPHILUS MICROPLUS (Canestrini, 1887); Bequaert, 1926

(carte n°22)

B.microplus est très largement répandu dans le monde intertropical. Sa présence en Asie tropicale continentale et insulaire, en Australie, dans les îles du Pacifique, en Amérique néotropicale, à Madagascar et en Afrique oriento-australe avait amené MINNING (1935, 1-43), avant que l'identité de toutes ces populations soit bien établie, à reconnaître de très nombreuses espèces en fonction des diverses origines géographiques de son matériel et sur des détails morphologiques qui ne représentent finalement que des variations individuelles ou des artéfactes de préparation (ANASTOS, 1950, 1-144).

La région d'origine de B.microplus est certainement l'Asie orientale tropicale, qui correspond également à celle de la différenciation vraisemblable du genre Boophilus à partir d'une souche rhipicéphalidienne; B.microplus pourrait représenter un descendant direct de la lignée d'origine.

Le transport des zébus par bateaux dans l'océan Indien a dû répandre l'espèce dans toute l'Asie insulaire, si elle n'y était pas déjà présente; mais il a surtout été l'occasion, à la faveur du cabotage entre l'Inde et Madagascar le long des côtes d'Arabie et d'Afrique, de l'introduction simultanée, sur les plateaux malgaches, de la tique et du zébu, ceci au cours du dernier millénaire. Les B.microplus d'Afrique orientale ont certainement cette origine également.

En ce qui concerne l'Afrique australe, l'espèce a été introduite lors de l'importation de zébus malgaches, consécutives aux épizooties meurtrières de peste bovine vers 1896 (THEILER, 1943, 1-55, B.fallax).

A la suite des voyages d'exploration et de commerce à partir de la Renaissance, B.microplus a été importé en Amérique néotropicale, vraisemblablement par des navires espagnols des Philippines qui se dirigeaient vers l'Amérique centrale. C'est plutôt au cours du XIX^{ème} siècle, lors de l'essor pastoral de l'Amérique du sud, que le Boophilus y a pénétré ou s'y est répandu. C'est également à cette époque que des zébus indiens ou indonésiens ont apporté B.microplus en Australie.

En ce qui concerne le présent travail, il faut considérer que B.microplus est présent en Afrique éthiopienne, à Madagascar, dans les Mascareignes (Ile Maurice et La Réunion) et dans les Seychelles; c'est le seul Boophilus des îles qui viennent d'être citées.

En Afrique australe, B.microplus est bien établi dans le maquis du Cap; il est également présent dans les savanes tropicales australes et du Transvaal. Au sud de l'Afrique orientale, il existe dans les savanes subtropicales rhodésiennes et dans la végétation côtière.

Habitat

En Afrique et à Madagascar, B.microplus est une espèce importée.

En Afrique australe, il est très bien établi dans le maquis du Cap.

Il est également établi au sud de l'Afrique orientale, dans les savanes boisées subtropicales rhodésiennes, et dans la mosaïque côtière forêt-savane.

En Tanzanie, il est surtout abondant dans cette mosaïque côtière et dans les savanes tropicales basses de la Rufiji; il est présent dans les communautés de montagne, localisé et disséminé dans les steppes masai (YEOMAN & WALKER, 1967 : 68).

A Madagascar, il est abondant dans les régions côtières basses occidentales, à forêt dense sèche; dans le haut pays, il n'existe qu'aux alentours des agglomérations (savane herbeuse malgache des plateaux).

Microhabitat

En Australie, les larves montent sur les herbes à partir de 6 heures du matin, mais prennent des positions à l'ombre, abritées des radiations solaires directes (WILKINSON, 1953, 345). Les larves sont peu abondantes dans les pâturages régulièrement fréquentés, en raison de la consommation et de la destruction du tapis graminéen par les bovins, ce qui diminue la protection des abris au sol de l'espèce (WILKINSON, 1961, 752).

Seule une faible proportion de larves survit à plus de 3-5 mois de jeune, en l'absence de bovins dans les pâtures en défens (WILKINSON, 1957, 414).

Climatologie

En Afrique et à Madagascar, B.microplus correspond à des régions recevant de 500 à 1.000 mm de pluies annuelles; ses exigences de ce point de vue ne semblent pas différer de celles de B.decoloratus; les différences de distribution entre ces deux espèces proviennent du fait que B.microplus est subspontané, et que les déplacements de bétail ne lui ont pas permis de s'étendre sur toute son aire de distribution potentielle.

THEILER (1962, 152, B.fallax) précise qu'en Afrique australe l'espèce est restreinte aux climats humides et chauds, et notamment la côte du sud du Cap, sans gelées hivernales et à pluies toute l'année.

En Tanzanie, B.microplus semble plus hygrophile que B.decoloratus il est absent par moins de 750 mm de pluies annuelles, présent jusqu'à 2.750 mm (30-110 inches). C'est surtout une tique de zones basses ou de plateaux, de 480-900 m jusqu'à 1.500 m (1.600-3.000 et 5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 68).

C O S M I O M M A Schulze, 1919COSMIOMMA HIPPOPOTAMENSE (Denny, 1843)

(carte n°15)

C. hippopotamense est une espèce rarement récoltée, à distribution très localisée dans les formations riveraines de fleuves et de lacs au milieu des steppes xérophytes somalo-masai, des savanes tropicales d'Ethiopie, des savanes tropicales australes et des steppes xérophytes kalahariennes. Cette localisation est en rapport avec l'habitat de son hôte, l'hippopotame.

D E R M A C E N T O R Koch, 1844

(carte n°32)

Il n'existe aucun Dermacentor sensu stricto dans la faune éthiopienne; leurs affinités climatiques les portent en effet vers les zones tempérées, prètropicales, moyennes ou froides. Les Amblyocentor, le plus souvent classés comme sous-genre de Dermacentor, sont considérés dans ce travail comme un genre autonome.

Le seul Dermacentor présent en Afrique méditerranéenne est D. marginatus (Suelzer, 1776). D. niveus Neumann, 1897 et D. raskemensis Pomerancev, 1948 sont présents en Iran.

H A E M A P H Y S A L I S Koch, 1844

Le genre Haemaphysalis est représenté sur tous les continents, mais la distribution des espèces en est très inégale. S'il en existe plus d'une centaine en Asie tropicale, il n'y en a guère plus d'une douzaine en Eurasie paléarctique, en Afrique éthiopienne ou en Australo-Papouasie; mais il y en a autant à Madagascar seulement; il n'y a que trois espèces américaines.

Il s'agit d'autre part d'un genre ancien où se reconnaissent plusieurs groupes d'espèces ou sous-genres; peut-être des genres devront-ils même en être séparés. De toute façon la solution du problème systématique que représente l'immense genre Haemaphysalis ne réside que dans la révision des espèces orientales, entreprise depuis quelques années par HOOGSTRAAL et ses divers collaborateurs. Le petit nombre des espèces éthiopiennes ne constitue qu'une annexe à cette question. Des conclusions à leur sujet ne pourront donc être tirées d'une façon définitive qu'ultérieurement. Dans le présent travail, les commentaires sur les diverses Haemaphysalis n'ont par conséquent qu'un caractère provisoire, sous réserve des données nouvelles que fourniront les publications sur les espèces orientales.

Les différentes lignées d'espèces reconnaissables dans le genre Haemaphysalis sont caractérisées par une évolution et complication progressive de leur morphologie; mais il est remarquable que les divers types morphologiques de ces groupes d'espèces soient corrélatifs de la position systématique des hôtes infestés.

Voici les groupes d'espèces les plus importants :

- Haemaphysalis de type morphologique proche des Aponomma (sous-genres Allocerea Schulze, 1919; Allophysalis Hoogstraal, 1958; Sharifiella T.S. Dias, 1958); cela ne signifie pas qu'elles dérivent des Aponomma, mais que comme ceux-ci, elles proviennent de souches d'Amblyomma sensu lato, vraisemblablement primitives et parasites de reptiles; il est à noter que des Aponomma australiens de Marsupiaux sont très proches de la structure de ces Haemaphysalis primitives. Les Alloceraca et Allophysalis sont distribuées à l'heure actuelle en Eurasie tempérée et en Asie tropicale. Hm.(Sharifiella) theilerae Hoogstraal, 1953 est associée aux tenrecs malgaches.

- Haemaphysalis du groupe Hm.punctata Canestrini & Fanzago, 1877 (sous-genre Aboimialis T.S. Dias, 1963); c'est un groupe intermédiaire entre les espèces primitives et les autres, mais avec beaucoup de caractères morphologiques des premières; Hm.punctata est distribuée en Eurasie occidentale et méditerranéenne.

- Haemaphysalis de structure simple, dont les immatures se gorgent sur reptiles (sous-genre Herpetobia Canestrini, 1890); ce sont des espèces paléarctiques pour la plupart; dans la sous-région méditerranéenne, Hm. sulcata Canestrini & Fanzago, 1877.

- Haemaphysalis du groupe de Hm.doenitzi Warburton & Nuttall, 1909; ce sont des parasites d'oiseaux; une dizaine d'espèces asiatiques, une espèce éthiopienne (Hm.hoodi), une espèce malgache (Hm.madagascariensis Colas-Belcour & Millot, 1948).

- Haemaphysalis du groupe de Hm.erinacei Pavesi, 1884; elles sont associées aux insectivores et rongeurs en Asie, Afrique et Australo-Papouasie; une espèce méditerranéenne (Hm.erinacei), une espèce éthiopienne

(Hm.tauffliebi), une espèce malgache (Hm.simplex Neumann, 1897 de tenrecs); trois espèces éthiopiennes spécifiques de damans appartiennent également à ce groupe. Cette lignée a dû dériver des Haemaphysalis d'oiseaux.

- Haemaphysalis du groupe de Hm.elongata Neumann, 1897 : plusieurs espèces parasites de tenrecs malgaches.

- Haemaphysalis du groupe de Hm.leachi (Audouin, 1827); c'est un ensemble très riche d'espèces souvent proches (sous-genre Rhipistoma Koch, 1844); en Afrique éthiopienne : Hm.leachi, Hm.spinulosa sur carnivores, Hm.calcarata et Hm.houyi sur écureuils terrestres; à Madagascar, Hm.obtusa Doenitz, 1910. Hm.fossae Hoogstraal, 1953, Hm.eupleres Hoogstraal, Kohls & Trapido, 1965; au Proche-Orient, Hm.adleri Feldman-Muhsam, 1951.

- Haemaphysalis d'un groupe central moyennement évolué (Haemaphysalis sensu stricto); représentants en Afrique éthiopienne : Hm.aciculifer, Hm.silacea; en Eurasie occidentale et Afrique méditerranéenne : Hm.parva (Neumann, 1897) (= Hm.otophila Schulze, 1919); en Eurasie, Hm.concinna Koch, 1844.

- Haemaphysalis du groupe de Hm.(Kaiseriana) bispinosa Neumann, 1897; T.S. Dias, 1962; les espèces orientales en sont très nombreuses; un représentant éthiopien : Hm.parmata.

Hôtes

Les rapports des Haemaphysalis avec leurs hôtes sont d'une plus grande complexité que dans le cas des Amblyomma.

La plupart des espèces sont hémittropes, surtout dans le cas des parasites du bétail et des grands mammifères domestiques et sauvages, hôtes des adultes; les larves et les nymphes peuvent se gorger sur les mêmes, mais également sur les petits mammifères, les oiseaux ou les reptiles; ces rapports s'organisent en fonction des hôtes disponibles et des conditions microclimatiques plus ou moins favorables du biotope; dans les habitats propices, l'hémittropie est un phénomène courant (exemple : Hm.punctata en Europe moyenne, Hm.parmata en forêt équatoriale d'Afrique). Dans les régions sèches ou arides, il peut y avoir orientation du parasitisme des immatures vers une régularité qui l'apparente au ditropisme (exemple : Hm.sulcata et sa très grande fréquence sur les reptiles aux stades immatures).

De nombreuses Haemaphysalis manifestent une spécificité plus ou moins étroite, beaucoup plus fréquemment que dans le cas d'aucun autre genre d'Amblyommidae, même chez les Amblyomma ou les Aponomma. En fait, l'adaptation est aussi poussée et les exemples en sont aussi démonstratifs que chez les Ixodidae s.s. Il n'est pas possible de considérer le phénomène indépendamment de l'adaptation de la tique à un biotope particulier.

La spécificité peut être étroite; ainsi, en Afrique éthiopienne, Hm. calcarata et Xerus rutilus, Hm. houyi et Xerus erythropus, Hm. bequaerti, Hm. oriental et Hm. cooleyi parasites de quelques espèces de damans; il s'agit d'hôtes endophiles. D'autres fois, l'endophilie s'accompagne d'une spécificité beaucoup plus large, allant vers une sélectivité vis-à-vis de mammifères de divers ordres vivant dans des conditions analogues; ainsi le groupe de Hm. crinacei, sélectif d'insectivores et de rongeurs Myomorphes, Hm. hoodi sélective d'oiseaux en Afrique.

La sélectivité s'observe rarement à tous les stades d'une espèce exophile ou cryptophile; quand le phénomène se produit, il n'intéresse que les adultes; c'est le cas d'Hm. leachi, Hm. parmata, Hm. punctata, qui sont donc télotropes. Leurs stades préimaginaux manifestent une véritable ubiquité; celle d'Hm. leachi s'adresse pratiquement à tous les ordres mammifères; celle d'Hm. punctata est analogue à celle des Amblyomma du groupe d'A. variegatum, proprement exophile dirigée, vers les oiseaux, les ongulés, léporides, carnivores, etc.

D'autres fois, l'alternance des sélectivités entre les préimagos et les adultes réalise déjà le ditropisme qui sera de règle chez le plus grand nombre d'espèces des genres Dermacentor, Hyalomma, Rhipicephalus; ainsi Hm. (Herpetobia) sulcata.

Il n'y a pas d'Haemaphysalis sélectives à tous les stades des reptiles; quand il se produit, le phénomène n'intéresse que les préimagos.

Habitat

La distribution de l'ensemble des espèces va des zones tempérées aux zones équatoriales, mais le nombre de celles-ci est surtout abondant depuis les latitudes tropicales jusqu'à l'équateur.

La répartition des espèces diffère selon les continents. A cet égard, les Amériques sont remarquablement pauvres (4 espèces seulement). L'Europe et l'Afrique sont moyennement peuplées (une dizaine d'espèces en Europe et dans le bassin méditerranéen, une vingtaine pour l'ensemble de la région paléarctique, une dizaine en Afrique éthiopienne continentale). Le centre d'origine des Haemaphysalis semble situé en Asie orientale : Indes, péninsule indochinoise, Indonésie. Le nombre des formes spécifiquement ou subspecifiquement distinctes est tel que le genre Haemaphysalis représente pour ces régions le problème majeur, qui est loin d'être résolu car il reste encore de très nombreuses espèces à décrire; cette dominance géographique d'un genre se retrouve également dans le cas des Dermacentor pour la région holarctique, des Rhipicephalus pour la région éthiopienne, des Hyalomma pour l'Afrique, le bassin méditerranéen et le Moyen-Orient. Madagascar participe de cette richesse, présentant une dizaine d'Haemaphysalis distinctes, autant à elle seule que le reste du continent africain au sud du Sahara.

Microhabitat

Les Haemaphysalis parasites des grands mammifères sont exophiles au stade adulte et se tiennent au sol ou sur la couche herbacée, suivant les régions; les préimagos de ces espèces sont également exophiles et s'attaquent aux mêmes hôtes que les adultes, ou encore aux oiseaux ou aux reptiles, parfois aux rongeurs de terriers au cours de leurs déplacements à la surface du sol.

Les Haemaphysalis spécifiques de mammifères sont endophiles et habitent comme leurs hôtes des terriers (rongeurs Myomorphes ou Sciuromorphes), des grottes ou des chaos rocheux (damans), etc.

Les espèces du complexe d'Hm.leachi présentent un cas particulier; sélectives des carnivores principalement au stade adulte, elles habitent les gîtes de leurs hôtes dans les fourrés denses ou leurs terriers, mais elles se retrouvent également aux stades préimaginaux sur les rongeurs Myomorphes et dans leurs terriers. Il y a donc là une situation intermédiaire entre l'exophilie (ou même la sylvo-exophilie) et l'endophilie; elle est liée à l'écologie même des carnivores et peut être désignée comme une cryptophilie. Elle permet notamment à Hm.leachi un microhabitat très vaste en forêt ombrophile ou dans les savanes subéquatoriales (terriers, fourrés, surface de la végétation, ou très abrité dans les savanes sèches et steppes (terriers, fourrés denses de bas-fonds).

L'exophilie sous couvert arboré semble devoir être distingué de l'exophilie vraie en formation ouverte; c'est le cas en particulier d'Hm.parmata en forêt équatoriale d'Afrique, ou celui d'Hm.concinna en forêt d'Eurasie tempérée. La même nécessité de précision existait en ce qui concerne les Ixodes sensu stricto et les Ixodes (Afrixodes) des forêts d'Eurasie et d'Afrique, justement associés aux Haemaphysalis sus-nommées. C'est ce qui a été désigné à propos des Ixodes comme sylvo-exophilie.

Les Haemaphysalis ornithophiles à tous les stades habitent les nids, le plus souvent dans les fourrés ou au niveau du sol.

Les Haemaphysalis herpétophiles ne le sont qu'aux stades préimaginaux (exemple : H.sulcata); elles abordent leurs hôtes au niveau du sol, que ce soit sur le sable ou dans les pierrailles, et bénéficient des chances de détachement dans des gîtes favorables aux pupaisons, plus profonds et plus abrités de la sécheresse et de la chaleur que les simples refuges sous les pierres; il n'y a cependant pas d'endophilie obligatoire, comme dans le cas de Hyalomma franchinii, dont l'habitat correspond d'ailleurs à des régions beaucoup plus arides.

Pour la plupart des espèces, le milieu d'origine des Haemaphysalis semble être la forêt ombrophile équatoriale. En Afrique, dans cette dernière les espèces manifestent un télotropisme d'hôtes habituel; dans les savanes humides, leur distribution est liée à celle des hôtes sélectifs ou

spécifiques. Dans les steppes tropicales, les espèces ne peuvent plus subsister que par sélectivité étroite ou spécificité, corrélativement endophile.

Climatologie

D'après la distribution des espèces, le genre montre, dans son ensemble, une tendance termophile, avec maximum d'abondance dans les régions pré-tropicales ou tropico-équatoriales; les espèces sont moins nombreuses dans les régions tempérées.

Du point de vue de l'hygrométrie, le genre présente des exigences moyennes, mais impératives quant au minimum; dans les steppes et savanes tropicales, la distribution est éparse et localisée en fonction du réseau hydrographique et des groupements végétaux correspondants, différents en cela de la distribution plus régulière des Hyalomma, Rhipicephalus, Amblyomma de ces mêmes régions. Les Haemaphysalis à microhabitat spécifique présentent l'aboutissement de cette tendance.

Dans les zones tempérées ou tropico-équatoriales, à pluies plus également réparties sur l'année, la distribution présente une plus grande régularité.

HAEMAPHYSALIS (HAEMAPHYSALIS) ACICULIFER Warburton, 1913

(carte n°23)

Hm.aciculifer est sélective à tous les stades des ongulés et carnivores de savanes.

Habitat

Au Kenya et au Soudan, Hm.aciculifer est une espèce d'altitude, de 4.500 à 8.000 pieds (1.350-2.400 m); à plus faible altitude, elle existe dans les zones les plus humides seulement (HOOGSTRAAL, 1956, 348).

LEWIS (1932, 175) avait déjà signalé la présence de Hm.aciculifer en altitude dans les zones boisées (7.500 pieds : 2.250 m).

Au Transvaal, Hm.aciculifer, vraisemblablement introduite d'Afrique orientale lors d'importations de bétail, s'est maintenue dans la savane boisée tropicale à épineux (tree and thorn forest), et en altitude dans la

prairie du low veld, rarement dans le high veld; au total les références s'échelonnent de plaines de faible altitude jusqu'à 4.500 pieds (1.350 m) (THEILER, 1941, 191).

En Tanzanie, c'est dans les communautés de montagne des Southern Highlands que se place la plupart des récoltes (1.500-1.800 m, 5.000-6.000 ft); des références isolées coïncident avec les steppes xérophytes masai, à proximité des massifs montagneux ou dans les bas-fonds humides (YEOMAN & WALKER, 1967 : 74).

En Afrique occidentale, les quelques récoltes connues se situent dans les savanes boisées subtropicales sud-soudanaises, dans les savanes boisées subéquatoriales guinéo-oubanguiennes et dans la mosaïque équatoriale. En Afrique orientale, dans les savanes équatoriales d'altitude, dans les communautés de montagne et dans la végétation côtière du Zululand.

Microhabitat

Les adultes sont nettement exophiles, ce qui est montré par la fréquence des récoltes sur les ruminants domestiques et sauvages; la situation exacte des adultes n'est cependant pas connue; ils pourraient aussi bien se tenir dans les broussailles et les fourrés que sur le tapis graminéen des savanes sous couvert arboré; les tendances générales des espèces du genre Haemaphysalis semblent indiquer que la première supposition est la plus vraisemblable.

La rareté des récoltes de larves et de nymphe ne permet aucune conclusion sur leur microhabitat qui est peut-être analogue à celui des adultes.

Climatologie

Les pluviosités minimales compatibles avec l'existence de l'espèce semblent différer selon les diverses régions du continent africain; en Afrique australe, ce minimum se situe vers 500 mm annuels; en Afrique occidentale, Hm.aciculifer n'apparaît pas avant 1.000 mm annuels.

En Tanzanie, la majorité des références se situe dans la zone des 750-1.000 mm (30-40 inches), mais quelques unes proviennent de localités recevant dans les 625 mm (25 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 74).

L'excessive humidité entraîne la disparition de l'espèce, qui n'a jamais été récoltée en forêt dense équatoriale occidentale.

Au Transvaal, l'espèce est surtout abondante à partir de 30 inches de pluies annuelles (750 mm), en plaine ou en altitude, dans les régions à hiver doux, sans gelée (THEILER, 1941, 191).

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) BEQUAERTI Hoogstraal, 1956

(carte n°25)

Hm.bequaerti est spécifique de diverses espèces de damans (Procavia habessinica slatini, Heterohyrax brucei hoogstraali, Procavia capensis meneliki) dans les communautés de montagne intertropicales d'Afrique orientale, dans les prairies de montagne d'Ethiopie et dans les savanes boisées équatoriales d'altitude. C'est donc une Haemaphysalis endophile des massifs d'Afrique orientale.

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) CALCARATA Neumann, 1902

(carte n°25)

Comme son hôte Xerus rutilus, A.calcarata est caractéristique des steppes boisées xérophytes somaliennes et masai.

Au Kenya, Xerus rutilus est une espèce de basse altitude en comparaison avec Xerus erythropus; cf. le paragraphe correspondant à propos de Hm.houyi (HOOGSTRAAL, 1956, 361).

Le gîte de Hm.calcarata est exclusivement constitué par le terrier de son hôte Xerus rutilus.

Hm.calcarata est une tique de climat sec, de type tropical somalien, à pluviosités allant de 250 à 750 mm annuels.

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) COOLEYI Bedford, 1929

(carte n°25)

Hm.cooleyi est spécifique de divers damans (Procavia capensis coombi) dans les savanes tropicales australes du Transvaal, dans les steppes xérophytes du Kalahari et dans le Karroo côtier.

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) HOODI Warburton & Nuttall, 1909

(carte n°24)

Ce groupe d'Haemaphysalis d'oiseaux, dont l'espèce représentative est Hm.doenitzi Warburton & Nuttall, 1909, est distribué surtout en Asie orientale (6 espèces); il faut y joindre Hm.madagascariensis Colas-Belcour & Millot, 1948 appartenant à la faune malgache, et Hm.hoodi d'Afrique éthiopienne.

Tout ce groupe est bien caractérisé, morphologiquement et biologiquement. C'est de ce groupe d'Haemaphysalis nidicoles qu'a dû dériver celui des Haemaphysalis endophiles de rongeurs, dont le type est Hm.erina-
cei Pavesi, 1884.

Hm.hoodi est principalement parasite, à tous les stades, des oiseaux terricoles appartenant aux ordres des Galliformes et des Cuculiformes.

Habitat

L'aire de distribution de Hm.hoodi recouvre la plupart du continent africain au sud du Sahara, compte tenu d'un certain minimum pluviométrique. Les diverses zones biogéographiques dans lesquelles la tique a été signalée sont les suivantes :

- savanes boisées subtropicales sud-soudaniennes, savanes boisées subéquatoriales guinéo-oubanguiennes et angoliennes, mosaïque forêt-savane équatoriale;
- savanes boisées équatoriales orientales d'altitude, mosaïque côtière orientale du Kenya, prairies de montagne intertropicale d'Afrique;
- savanes boisées subtropicales rhodésiennes (présence possible dans les savanes boisées subtropicales angoliennes),
- savanes tropicales du Transvaal, mosaïque côtière du Mozambique et du Zululand, prairies d'altitude du middle veld, faux Karroo.

A Madagascar, Hm.hoodi est remplacée par une espèce très voisine Hm.madagascariensis.

Microhabitat

L'extrême fréquence de Hm.hoodi sur les oiseaux terrestres, notamment les Galliformes sauvages ou domestiques, fait supposer que le domaine d'existence de l'espèce se situe au niveau du sol ou au niveau de la couche herbacée et des buissons; dans ces conditions, le gîte de Hm.hoodi doit plus spécialement se trouver dans les nids de ces oiseaux, qui sont également situés au niveau du sol; les Cuculiformes, aussi fréquemment parasités que les Galliformes, font précisément leurs nids dans les broussailles et

les fourrés; le parasitisme d'oiseaux appartenant à d'autres ordres est relativement beaucoup moins fréquent que dans les deux cas précédents : il est donc vraisemblable que Hm.hoodi n'est pas une tique de nids situés sur les hautes branches des arbres ou dans les cavités des troncs. Ce fait d'ailleurs est applicable à la plupart des Haemaphysalis de ce même groupe qui présente, en Asie notamment, la même fréquence que Hm.hoodi vis-à-vis des mêmes ordres d'oiseaux.

Lorsque les conditions locales sont favorables, les populations de Hm.hoodi peuvent déborder la zone des savanes boisées sud-soudaniennes et se retrouver au sein de la zone nord-soudanienne, dans des îlots de végétation dense, sur des bas-fonds humides, le long des cours d'eau ou dans les régions côtières; les palmeraies des niayes du Sénégal en sont un exemple.

Inversement, Hm.hoodi se retrouve dans les clairières de forêts denses équatoriales, alors qu'elle est pratiquement absente de la forêt elle-même.

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) HOUYI Nuttall & Warburton, 1915

(carte n°25)

L'hôte spécifique d'Hm.houyi est l'écureuil fouisseur (ou rat palmiste) d'Afrique occidentale et centrale.

Habitat

La distribution de Hm.houyi correspond à celle de son hôte Xerus erythropus :

- steppe boisée xérophyte sahélienne sud, savane boisée tropicale nord-soudanienne;

- savane boisée subtropicale sud-soudanienne, savane boisée subéquatoriale guinéo-oubanguienne : dans les zones ouvertes;

- Hm.houyi et son hôte sont absents ou très rares dans la mosaïque équatoriale forêt-savane : dans les clairières très ouvertes, auprès des cultures de maïs et de mil;

- savane boisée équatoriale d'altitude : dans la partie nord seulement de l'Uganda et du Kenya;

- dans les clairières de forêt équatoriale.

Les distributions d'Hm.houyi et Xerus erythropus et celles d'Hm.calcarata et Xerus rutilus sont mutuellement exclusives.

Au Kenya, Xerus erythropus est un rongeur d'altitude, de 2.000-3.000 à 6.000 pieds (600-1.800 m), alors que Xerus rutilus, hôte de Hm.calcarata, est une espèce de basse altitude; il y a une différence absolue dans la distribution de ces deux rongeurs, les affinités morphologiques et biologiques entre ces Haemaphysalis sont remarquablement parallèles à celles qui existent entre leurs hôtes. L'habitat de Xerus erythropus correspond aux savanes boisées très ouvertes et aux prairies d'altitude; dans les régions de forêts claires, il est absent des boisements denses, présent seulement dans les clairières, dans les îlots de savane ou de prairie (HOOGSTRAAL, 1956: 361).

Microhabitat

Le biotope caractéristique de Hm.houyi est exclusivement constitué par le terrier de Xerus erythropus; la tique est complètement endophile, attaque son hôte à tous les stades dans son gîte; cette spécificité de rapports est absolue en raison du caractère particulier de la niche écologique; si l'écureuil terrestre peut occasionnellement présenter d'autres espèces de tiques, récoltées pendant ses déplacements à l'extérieur, Hm.houyi n'est jamais retrouvée que sur Xerus erythropus.

Compte tenu de sa distribution générale, l'écureuil terrestre présente une abondance variable selon les zones. Il est le plus souvent associé aux types de végétation les plus ouverts; dans la forêt claire des savanes boisées sud-soudaniennes, dans les forêts plus humides des savanes boisées guinéo-oubanguiennes ou dans la mosaïque forêt-savane, il est presque exclusivement rencontré dans les zones déboisées, à proximité des cultures. Dans les savanes sèches et dans les steppes sahéliennes, d'autre part, l'espèce est le plus souvent localisée aux zones riveraines des fleuves et des cours d'eau, ou encore à proximité des cultures irriguées; il trouve dans ces conditions un sol dont l'humidité et la cohésion sont favorables à la constitution de son terrier, et dans le voisinage immédiat, des ressources alimentaires suffisantes.

Comparée à la distribution de l'hôte, celle de Hm.houyi est pratiquement identique, que ce soit dans les zones les plus sèches ou les zones les plus humides de leur aire commune de distribution; les différences portent plutôt sur l'abondance des tiques que sur leur existence; Hm.houyi semble plus rare dans les zones extrêmes, soit sur un individu donné, soit dans un terrier donné, en rapport certainement avec les conditions micro-climatiques moins favorables rencontrées dans ces régions; le maximum d'abondance de l'espèce se situe dans les steppes sud-sahéliennes et les savanes nord-soudaniennes.

Climatologie

Le biotope particulier de Hm.houyi soustrait l'espèce à l'influence directe du climat en équilibrant au niveau microclimatique les variations journalières et saisonnières de la température et de l'humidité. Ce fait explique la très large distribution de Hm.houyi dans des zones extrêmement différenciées, recevant à peine 500 mm de pluies annuelles ou au contraire présentant une pluviosité qui excède 1.500 mm par an.

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) LEACHI (Audouin, 1827)

(carte n°26)

La systématique du complexe d'espèces voisines d'Hm.leachi est en cours d'étude à l'heure actuelle, mais la question n'est pas encore résolue; elle est d'ailleurs liée à la révision des très nombreuses Haemaphysalis asiatiques par HOOGSTRAAL et ses divers collaborateurs.

Dans le présent travail, ce groupe d'Hm.leachi est considéré comme composé de deux espèces, mais il semble bien qu'il sera démontré qu'il est constitué en réalité de trois ou quatre. C'est dire que le commentaire relatif à Hm.leachi est, sinon provisoire, du moins destiné à recevoir ultérieurement certains amendements. Il est d'autre part remarquable qu'Hm.leachi existe en Asie (HOOGSTRAAL & TRAPIDO, 1966, 1172), ainsi que d'autres espèces de ce groupe. C'est le seul cas parmi les Ixodoidea d'une telle parenté entre des espèces deccaniennes et éthiopiennes. C'est le signe que l'évolution du groupe a été proprement asiatique et qu'elle était pratiquement terminée quand certains éléments occidentaux ont émigré vers l'Afrique; Hm.leachi serait le seul cas d'une tique qui n'aurait pas varié au cours d'une extension déjà ancienne au Tertiaire Néogène.

Hm.leachi et son espèce affine Hm.spinulosa sont en Afrique fondamentalement associées aux carnivores, à tous les stades; il en va exactement de même pour Hm.leachi et espèces affines en Asie. Outre cela, larves et nymphes sont régulièrement rencontrées sur insectivores et rongeurs Myomorphes; le parasitisme des ongulés, des lièvres et des hérissons est souvent observé. Il faut citer enfin un certain nombre de cas de récoltes des divers stades sur oiseaux.

Au total, Hm.leachi présente un télotropisme d'hôte analogue à celui des Amblyomma du groupe d'A.variegatum.

Hm.leachi est remplacée à Madagascar, sur les seuls carnivores endémiques de l'île, de la famille des Viverridae, par Hm.fossae Hoogstraal 1953, Hm.obtusa Doenitz, 1910 et Hm.eupleres Hoogstraal, Kohls & Trapido, 1965. d'affinités marquées avec les Haemaphysalis de carnivores orientaux.

Au Proche-Orient, existe sur les carnivores une espèce voisine de Hm.leachi, Hm.adleri Feldman-Muhsam, 1951.

Habitat

En Egypte et au nord Sudan, la distribution de Hm.leachi est restreinte aux zones riveraines, le plus souvent cultivées (HOOGSTRAAL, 1956: 371). Au Kenya, Hm.leachi est présente dans toutes les régions et à toutes les altitudes, mais préfère les broussailles denses et les savanes boisées (LEWIS, 1939, 261).

En Afrique australe, l'espèce n'existe que dans certains types de végétation : maquis du Cap (evergreen sclerophyllous bush), savane boisée à épineux (tree and thorn forest) (grande abondance dans les zones humides et absence des zones arides), prairies du low veld, végétation côtière du Natal (bush and subtropical forest); dans le faux Karroo, Hm.leachi apparaît en faible abondance dans les zones à graminées; elle est absente de la forêt d'altitude du Knysna, du high veld et du middle veld (sauf dans des localités très isolées), de la steppe à épineux (thorn country), de la steppe du Karroo et de la broussaille désertique (desert shrub) (THEILER & ROBINSON, 1953, 82).

En fait, d'après la carte publiée par ces auteurs, la distribution d'Hm.leachi est plus étendue, et intéresse théoriquement toutes les zones australes : maquis du Cap, faux Karroo, Karroo côtier, prairies d'altitude du low veld, végétation côtière du Zululand, savanes tropicales du Transvaal; l'espèce est plus rare dans le Karroo vrai et dans les steppes xérophytes kalahariennes (plutôt en bordure des savanes tropicales).

En Tanzanie, Hm.leachi est associé à tous les types de végétation, quoique les récoltes soient rares dans les steppes xérophytes masai et de l'Usukuma (YEOMAN & WALKER, 1967 : 76).

En Afrique occidentale et centrale, Hm.leachi ne présente une certaine régularité dans sa distribution qu'au niveau des savanes boisées subtropicales, sud-soudaniennes, des savanes boisées subéquatoriales guinéo-oubanguiennes, congolaises et katangaises; par contre en forêt dense humide équatoriale, elle semble localisée aux clairières ou aux zones ouvertes, dans les steppes boisées xérophytes du sud du sahel, dans les savanes boisées tropicales nord-soudaniennes, la distribution est éparse et localisée en fonction de l'hydrographie et des groupements végétaux associés; il y a dans ce cas une différence dans les mêmes zones entre la distribution de Hm.leachi et celle des divers Hyalomma et Amblyomma qui sont présents sur la plus grande partie du tapis herbacé.

En Afrique orientale, la répartition de Hm.leachi obéit localement aux mêmes principes suivant les régions naturelles, d'une part dans les savanes boisées d'altitude, communautés de montagne intertropicales et les savanes rhodésiennes et angoliennes, d'autre part dans les steppes xérophytes somalo-masai.

Microhabitat

En Egypte, les larves et les nymphes évoluent sur les rongeurs, dont les terriers proches des zones cultivées représentent le biotope le plus favorable de ces régions en raison de son humidité; l'espèce est absente des terriers de rongeurs des zones désertiques (HOOGSTRAAL, 1956: 371).

Au Kenya (environs de Nairobi) les préimagos de Hm.leachi préfèrent les terriers proches de la surface du sol, plutôt que les terriers profonds (ROBERTS, 1935, 1-22).

Les différences dans les divers types de terriers habités par les larves et les nymphes de Hm.leachi suivant les régions sont en relation avec l'humidité ou la sécheresse des zones considérées et les conditions hygrométriques nécessaires au développement de l'espèce dans le biotope choisi; dans les savanes boisées plutôt humides ou humides, il s'agira de galeries peu profondes ou même de gîtes à la surface du sol, dans les fourrés; dans les régions plus sèches les immatures ne pourront évoluer que dans les terriers relativement profonds. Il n'y a pas d'association stricte entre les préimagos d'Hm.leachi et les habitats de certains rongeurs dans une contrée donnée; en effet, la structure des terriers varie non seulement avec les espèces de rongeurs, mais encore avec la constitution du sol, ses propriétés mécaniques, physiques, etc. en fonction de la climatologie locale; il n'est donc pas possible d'établir de règles à ce sujet.

Le tropisme endogène de Hm.leachi semble dominant dans les step-pes et dans les savanes sèches; dans les savanes boisées plus humides, le phénomène est toujours observé, mais concurremment avec un type intermédiaire d'habitat au niveau du sol, au coeur des broussailles et des fourrés sous un couvert arboré dense; dans les savanes boisées subéquatoriales ou dans les clairières de forêts, les immatures de Hm.leachi ne semblent plus associés aux terriers, dont l'humidité, trop élevée, devient impropre à leur évolution; Hm.leachi semble être alors exclusivement une espèce de fourrés dans les gîtes des carnivores.

Sur toute son aire de distribution, Hm.leachi présente donc des habitats plus ou moins caractérisés, parfois endogés, d'autres fois épigés, mais jamais complètement exophiles; le fait a été désigné sous le terme de cryptophilie, dont les manifestations sont en fonction directe du climat régnant sur les diverses aires où Hm.leachi est présente.

Climatologie

En Egypte et au nord du Sudan, où les pluviosités vont d'un pratiquement nul à 10 inches annuels au maximum (250 mm), Hm.leachi

existe, aussi bien que dans les savanes boisées plus humides; par le type même de son microhabitat, l'ensemble de l'espèce peut se soustraire aux effets directs du climat dans les régions arides (HOOGSTRAAL, 1956: 371).

En Afrique australe, la pluviosité ou l'humidité du sol sont des facteurs déterminants dans la distribution de Hm.leachi; les zones recevant plus de 25 inches de pluies annuelles (625 mm) présentent une population dense; de 20 à 25 inches (500-625 mm), l'espèce est représentée par des populations dispersées; Hm.leachi est absente par moins de 20 inches annuels (500 mm); les possibilités de développement sur le chien dans les conditions domestiques expliquent sa présence occasionnelle dans les régions où l'espèce n'existe pas naturellement sur la faune sauvage.

La température joue un rôle important, parallèlement à celui de la pluviosité; Hm.leachi ne se maintient pas dans les zones à plus de 120 jours de gel par an; elle est rare par 60 à 120 jours de gel; elle devient abondante par moins de 60 jours de gel; compte tenu de ce facteur, l'altitude par elle-même ne joue pas de rôle déterminant (THEILER & ROBINSON, 1953, 83).

En Afrique orientale (Tanzanie), les conditions microclimatiques sont certainement dominantes, car les points de récolte correspondent aussi bien à 625 qu'à 2.500 mm de pluies annuelles (25-1.000 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 78).

En Afrique occidentale, Hm.leachi ne devient abondante qu'à partir de 1.000 mm de pluies annuelles; en-dessous de cette valeur les populations, bien que parfois importantes, restent localisées; Hm.leachi disparaît par moins de 500 mm de pluies annuelles.

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) ORIENTALIS Nuttall & Warburton, 1915

(carte n°25)

Hm.orientalis est spécifique des damans Heterohyrax brucei manningi et Dendrohyrax a.arboreus, dans les savanes boisées rhodésiennes des alentours du lac Nyassa.

HAEMAPHYSALIS (KAISERIANA) PARMATA Neumann, 1905

(carte n°23)

Hm.parmata est une espèce caractéristique de la forêt équatoriale ombrophile; à partir de cette situation fondamentale, elle se retrouve dans les galeries riveraines dépendantes au milieu des savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes, congolaises et katangaises. En Afrique orientale,

Hm.parmata habite les formations humides équivalentes : savanes d'altitude du lac Victoria, communautés de montagne intertropicale, mosaïque côtière du Mozambique et du Zululand.

Hm.parmata est la seule espèce éthiopienne du groupe de Hm. (Kaiseriana) bispinosa Neumann, 1897 richement représenté en Asie orientale. Hm.parmata, qui provient manifestement de cette souche asiatique, n'a pas dû sensiblement évoluer depuis son passage en Afrique, ou tout au moins cette population originelle n'a pas subi de réévolution ni de scission en espèces distinctes.

Sur son aire de distribution, Hm.parmata est un parasite potentiel de tous les ongulés et carnivores à tous ses stades, de même que des singes et de l'homme; larves et nymphes sont très souvent rencontrées sur oiseaux.

Habitat

Compte tenu des exigences élevées de l'espèce du point de vue hygrométrique, l'altitude ne représente pas un facteur limitant; Hm.parmata retrouve dans ce massif du Kenya, à 2.200 m, les mêmes conditions d'humidité qui règnent dans son habitat typique, la forêt équatoriale basse d'Afrique occidentale (altitude citée par NEUMANN, 1913, 25); l'habitat de l'espèce peut donc être étendu à toutes les végétations (prairies et forêts) des grands massifs montagneux d'Afrique orientale.

Les populations les plus orientales de l'espèce sont établies en altitude dans divers types de végétation dense, de 1.000 à 8.000 pieds (300-2.400 m); au Sudan, à partir de 3.000 pieds (900 m), les hauteurs sont plus arrosées que les régions voisines alentour (HOOGSTRAAL, 1956: 385).

En Tanzanie, c'est vers 1.800 m que se placent les récoltes, dans les communautés de montagne (6.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 82).

Microhabitat

Les récoltes de Hm.parmata n'indiquent d'affinités endogées à aucun stade. La diversité spécifique des hôtes de Hm.parmata indique que l'espèce se tient habituellement au niveau du sol ou de la végétation basse, en dehors des zones marécageuses; elle peut à l'occasion se retrouver sur le tapis herbacé des clairières. En résumé, dans les mêmes conditions que les Ixodes (Afrixodes) du groupe d'I.cumulatimpunctatus auxquels elle est associée, elle correspond à la définition des espèces, non pas proprement exophiles, mais sylvo-exophiles.

Climatologie

Les types climatiques qui règnent sur l'ensemble de la distribution de Hm.parmata sont typiquement équatoriaux et correspondent à des pluviosités excédant 1.500 mm annuels, compte tenu d'une distribution égale de ces pluies au cours de l'année, qui est le facteur déterminant la présence de la grande forêt ombrophile. Sur les massifs montagneux ou sur la Côte d'Afrique orientale, Hm.parmata existe dans des zones légèrement moins pluvieuses, à partir de 1.000 mm de pluies annuelles, mais toujours situées sous des climats de type équatorial, à hygrométrie élevée.

HAEMAPHYSALIS (HAEMAPHYSALIS) SILACEA Robinson, 1912

(carte n°23)

Adultes et nymphes d'Hm.silacea infestent les ongulés sauvages et domestiques, les lièvres, les carnivores. Les nymphes sont également connues d'oiseaux.

Hm.silacea est la seule espèce éthiopienne apparentée au groupe d'Hm.formosensis Neumann,

Habitat

Compte tenu des références qui représentent les introductions de Hm.silacea lors des importations de bovins dans des régions où elle n'existe pas naturellement, l'aire de distribution normale de l'espèce est limitée au sud du low veld d'Afrique australe et à certaines vallées du nord du Natal; ces deux régions sont de formation botanique complexe et ne correspondent pas à des types purs.

Si Hm.silacea est présente au sud du low veld, elle est absente du reste de cette zone; or cette région, de structure composite, est constituée par des îlots de tall grass sur les plateaux, séparés par des vallées plus chaudes à végétation du type faux Karroo : c'est le Fish river bush; selon les domaines de récolte de Hm.silacea, le facteur déterminant sa présence est l'existence de cette broussaille, et non celle du tall grass; en divers endroits, le débroussaillage ou le surpâturage a pu faire disparaître l'espèce (Peddie area). En altitude, Hm.silacea n'a pas été trouvé au-dessus de 2.500-2.700 pieds (750-810 m) (THEILER, 1945, 191).

Au nord du Natal, l'habitat de Hm.silacea correspond également à des vallées sèches, au milieu de la savane boisée tropicale (tree and thorn forest) (THEILER, 1962: 82).

Climatologie

L'aire de distribution du sud du low veld reçoit de 12 à 25 inches de pluies annuelles (300-625 mm); au Natal, Hm.silacea se situe dans les zones recevant de 25 à 30 inches de pluies par an (625-750 mm).

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) SPINULOSA Neumann, 1906

(carte n°26)

Hm.spinulosa, désignée jusqu'à une date récente sous le nom d'Hm.muhsamae T.S. Dias, 1954-1960, représente la deuxième espèce éthiopienne du complexe d'Hm.leachi. La morphologie en est très voisine.

Les affinités d'hôtes fondamentales sont du même type que dans le cas d'Hm.leachi, mais Hm.spinulosa est plus fréquemment associée aux Viverridae qu'aux autres familles de carnivores; les Viverridae par ailleurs peuvent être infestés par Hm.leachi. Hm.spinulosa se retrouve également sur hérissons, lièvres, rat de Gambie, ongulés.

On ne sait rien des préférences d'hôte des préimagos, du fait des difficultés de diagnose spécifiques à ces stades entre Hm.spinulosa et Hm.leachi.

L'aire de distribution d'Hm.spinulosa coïncide entièrement avec celle d'Hm.leachi en Afrique éthiopienne; il n'est donc pas utile d'en répéter la liste. Sur le continent africain, la seule différence réside en Egypte, où existe Hm.leachi (origine du type), mais non Hm.spinulosa.

Le microhabitat d'Hm.spinulosa présente les mêmes caractéristiques générales que celui d'Hm.leachi, tout au moins en ce qui concerne les adultes.

HAEMAPHYSALIS (HERPETOBIA) SULCATA Canestrini & Fanzago, 1877

(carte n°23)

Hm.sulcata est une espèce paléarctique mésogéenne, du maquis méditerranéen chaud, des steppes méditerranéennes à alfa, des steppes persiques à armoise, des steppes semi-désertiques de montagne d'Asie, des steppes ponto-altaïques. Elle est citée ici surtout en raison de sa présence au Yémen, seul élément paléarctique parmi la faune des tiques de ce pays. Hm.sulcata a pu y être importée avec des moutons du Proche-Orient.

Les stades préimaginaux de Hm.sulcata sont habituellement parasites de lézards.

HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA) TAUFFLIEBI Morel, 1965

(carte n°24)

Hm.tauffliebi est spécifique des rongeurs Hystricidae dans le bloc congolais de la forêt ombrophile équatoriale (sur athérure) et dans les communautés de montagne tropicales au Transvaal et en Ethiopie (sur porc-épic). C'est le seul représentant éthiopien du groupe d'Hm.erinacei, qui contient plusieurs espèces orientales, mésogéennes et australiennes parasites de rongeurs de terriers. Hm.simplex Neumann, 1897, du même groupe, infeste les tenrecs à Madagascar.

Dans la sous-région méditerranéenne, Hm.erinacei Pavesi, 1884, infeste tous les mammifères de terriers, insectivores, carnivores, rongeurs.

HYALOMMA Koch, 1844

Le genre Hyalomma fait partie, avec Rhipicephalus, des genres récents proprement de l'Ancien-Monde.

Les Hyalomma se répartissent en divers sous-genres d'importances inégales du point de vue du nombre des espèces et de leur distribution :

- Hyalomma sensu stricto Koch, 1844 (type : H.dromedarii Koch, 1844); une vingtaine d'espèces et sous-espèces en Asie, dans le bassin méditerranéen et en Afrique.

- Hyalommasta Schulze, 1930 (type H.aegyptium (Linné, 1758) des tortues du bassin méditerranéen).

- Hyalommima Schulze, 1919 (type : H.rhipicephaloides Neumann, 1901); trois espèces indiennes, une espèce palestinienne, une espèce somalienne.

Le genre présente des problèmes systématiques délicats, qui semblent avoir reçu à l'heure actuelle une solution satisfaisante, depuis les travaux de DELPY (1946, 267; 1949, 97; 1949, 464) et de HOOGSTRAAL (1956 : 388-534), HOOGSTRAAL & KAISER (1958, 7; 1958, 397; 1959, 243), KAISER & HOOGSTRAAL (1963, 130; 1968, 1228).

Dans leur majorité, les Hyalomma sont de cycle triphasique ditrope; les hôtes des préimagos sont les rongeurs Myomorphes (les lézards désertiques dans le cas de H.franchinii); les adultes se gorgent sur ongulés. Les espèces du groupe H.marginatum sont diphasiques ditropes (préimagos exophiles sur oiseaux ou lièvres, adultes sur ongulés).

H.detritum est une espèce monotrope comprenant deux sous-espèces : H.d.detritum diphasique et H.detritum scupense monophasique.

Chez H.excavatum naturellement triphasique ditrope, s'est différenciée une population domestique monotrope sur bovins.

Habitat

Le peuplement des zones tropicales, prétropicales et subtropicales est entièrement caractéristique du genre Hyalomma. La raréfaction ou l'absence des espèces dans les zones équatoriales est corrélative de cette même tendance. Les Hyalomma habitent seulement l'Ancien-Monde (Europe, Asie, Afrique).

Les formations végétales favorables aux Hyalomma sont toujours très ouvertes, voire dénudées : steppes semi-désertiques sahariennes, somaliennes, kalahariennes, arabo-persiques, tourano-mongoles; steppes xérophytes méditerranéennes, sahéliennes, somaliennes, arabo-persiques, du Karroo; maquis méditerranéen, maquis du Cap, savanes soudaniennes, rhodésiennes, angoliennes. A partir des zones citées, les populations localisées de Hyalomma peuvent habiter l'étage pré-méditerranéen ou caucasien et les savanes subéquatoriales. Le cycle monophasique de H.d.scupense le rend moins dépendant de l'habitat et des facteurs qui le conditionnent : c'est le seul Hyalomma présent dans les étages tempérés humides du chêne rouvre et du chêne pubescent.

La distribution des espèces du genre Hyalomma montre leur rassemblement au pourtour des déserts tropicaux du Sahara, du Proche-Orient et des déserts tempérés d'Asie centrale. Il semble bien que ce soit là leur zone d'origine; elles ont gagné les zones tropico-équatoriales d'Asie et d'Afrique, mais toujours dans des formations de savanes ouvertes. Au total le nombre des Hyalomma proprement éthiopiens est faible (5 espèces, 2 sous-espèces); s'y adjoignent des Hyalomma sahariens (3 espèces); il sera fait allusion aux autres Hyalomma d'Afrique méditerranéenne.

Il est à noter que, de la même façon que les Hyalomma paléarctiques se sont établis dans les steppes tropicales au sud du Sahara, ils ont pénétré dans les steppes tropicales de la péninsule du Deccan (Pakistan, Inde), tandis que s'y différencient des sous-espèces ou des espèces propres à cette sous-région d'Asie orientale.

Microhabitat

Tous les adultes des Hyalomma sont exophiles et se tiennent au niveau du sol ou de la couverture végétale basse (graminées, buissons). Les préimagos exophiles sont par contre peu nombreux; il s'agira évidemment en premier lieu des espèces monotropes : H.anatolicum et H.detritum (avec ses deux sous-espèces); toutes les espèces du groupe de H.plumbeum dont le ditropisme se manifeste aux stades préimaginaux par un parasitisme nettement caractérisé sur les oiseaux et les lièvres; les préimagos à jeun attendent ou recherchent leur hôte exclusivement au niveau du sol; il est possible que le ditropisme parallèle à l'exophilie de ces stades soit une adaptation favorable à la réalisation des cycles dans les conditions extérieures.

La plus grande partie des Hyalomma triphasiques (la seule exception semble être H.anatolicum) se gorgent aux stades larvaires et nymphal sur les hôtes des terriers, ce qui entraîne un tactisme obligatoire vers ce type de biotope; quel que soit le gîte, abrité ou enterré, dans lequel pond la femelle, les larves pour survivre doivent trouver un habitat hypogé, soit directement à jeun, soit par transport sur l'hôte qui les ramène au

terrier. Ces hôtes sont dans la plupart des cas des rongeurs; d'autres fois, les lézards (H.franchinii). Les terriers servent donc de gîtes de pupaison larvaire et nymphale, ainsi que de gîte d'attente des adultes pendant leur phase de maturation, avant leur sortie et leur phase active au niveau du sol. Le Hyalomma des tortues, H.aegyptium, représente un cas particulier; si les larves et les nymphes sont vraisemblablement endophiles, les adultes peuvent aussi bien aborder leur hôte dans le terrier ou à la surface du sol.

Climatologie

Le genre Hyalomma comprend les espèces les plus exophiles parmi l'ensemble des tiques, et présente l'adaptation la plus poussée aux climats désertiques tropicaux chauds ou tempérés; l'aire de distribution normale du genre correspond d'une façon typique aux climats tropicaux, subtropicaux ou prètropicaux (région méditerranéenne et désert d'Asie centrale). L'existence d'une saison sèche annuelle est une nécessité remarquable : les populations de Hyalomma sont absentes des climats subéquatoriaux ou équatoriaux, ou des climats tempérés.

Le facteur limitant cette distribution ne semble pas représenté par le froid ou même le gel, mais plutôt par un seuil thermique critique au-delà duquel le développement de l'embryon ou des pupes est possible; au cours de ces phases d'organogénèse, la durée des périodes de chaleur au-dessus de ce seuil thermique est également très important : le développement de la tique ne peut se poursuivre que pendant le temps où ces exigences thermiques sont satisfaites.

Ce phénomène peut être mis en évidence à propos de la limite septentrionale de distribution des Hyalomma, aux approches des conditions tempérées quand les phénomènes thermiques jouent un rôle dominant par rapport à la pluviométrie. Dans la région méditerranéenne, l'isotherme des 22°C de juillet détermine la limite nord de H.lusitanicum; celui des 24°C de juillet, la limite nord de H.plumbeum et H.d.detrutum, compte tenu de la nécessité d'une période de 3-4 mois au cours de laquelle les maximums journaliers dépassent 20°C.

Dans le cas de H.d.scupense, on observe une adaptation au climat tempéré subméditerranéen ou subpontique, parallèlement à son habitat dans les étages du chêne rouvre et du chêne pubescent.

HYALOMMA (HYALOMMASTA) AEGYPTIUM (Linné, 1758); Schulze, 1930

(carte n° 31)

Cette espèce, parasite des tortues à tous les stades et dont les préimagos se gorgent également sur oiseaux, n'existe que dans la sous-région méditerranéenne. Elle est totalement absente d'Afrique éthiopienne. Les références anciennes qui citent H.aegyptium représentent en fait une ou plusieurs espèces de Hyalomma et dans la plupart des cas n'ont pas d'autre valeur que celle de Hyalomma sp.

HYALOMMA ASIATICUM Schulze & Schlottke, 1929

(carte n° 29)

H.asiaticum est une espèce des déserts froids d'Asie centrale, associé au chameau de Bactriane, tout comme H.dromedarii l'est au dromadaire dans les déserts tropicaux. H.asiaticum a d'ailleurs souvent été confondu avec H.dromedarii, ce qui a entraîné des généralisations erronées quant à la distribution de ce dernier. A.asiaticum parvient au sud-ouest de l'Asie jusqu'en Iran et en Irak, sur les chameaux des caravanes.

Sa distribution est également à comparer avec celle de H.schulzei.

HYALOMMA ALBIPARMATUM Schulze, 1919

(carte n° 29)

H.albiparmatum, morphologiquement proche de H.truncatum et dont la distribution correspond à une partie de l'aire de ce dernier. H.albiparmatum dérive vraisemblablement de H.truncatum et représente une espèce plus récente, postérieure à la surrection de la chaîne volcanique des lacs (Pléistocène).

H.albiparmatum est triphasique ditrope, associé aux rongeurs puis aux ongulés.

Habitat

L'ensemble des récoltes coïncide avec les steppes xérophytes masai de moyenne altitude, où A.albiparmatum semble remplacer H.truncatum plutôt associé pour sa part aux communautés de montagne et aux steppes somaliennes basses.

En Tanzanie, c'est avec les steppes masai et de l'Usukuma qu'est en rapport H.albiparmata, ainsi qu'avec la savane boisée de Musoma et la lisière des communautés de montagne; il demeure marginal dans la savane rhodésienne; il atteint 750-2.000 m en altitude (2.500-6.500 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 85).

Climatologie

La distribution de H.albiparmatum montre une adaptation nette aux conditions climatiques tropicales, au même titre que A.gemma; il n'existe pas par des pluviosités dépassant 750 mm annuels; le minimum semble voisin de 250 mm annuels; comme dans le cas des autres tiques caractéristiques de la zone.

En Tanzanie, c'est entre 375 et 1.500 mm de pluies annuelles que s'étend l'espèce, mais le maximum des récoltes correspond à la zone des 500-1.000 mm (15-60, 20-40 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 85).

HYALOMMA DETRITUM Schulze, 1919

(carte n°31)

H.detrutum comprend deux sous-espèces faciles à distinguer par leur biologie, plus difficilement reconnaissables par leur morphologie, H.d.detrutum diphasique monotrope, du maquis méditerranéen chaud, des steppes à alfa, des steppes semi-désertiques du Proche-Orient, du plateau persique et d'Asie centrale; et H.detrutum scupense Schulze, 1919, monophasique monotrope, d'Eurasie moyenne (étage des chênes à feuilles caduques, steppes ponto-altaïques, steppes semi-désertiques tourano-mongoles d'altitude). Seul le premier intéresse l'Afrique méditerranéenne.

De rares points de récoltes au Sudan représentent des introductions sur bétail provenant du Proche-Orient par la Mer Rouge.

HYALOMMA DROMEDARII Koch, 1844

(carte n° 27)

H.dromedarii se comporte habituellement comme un Hyalomma triphasique et ditrope, les préimagos se gorgeant sur les rongeurs de terriers désertiques, principalement les gerbilles, également sur lièvres et hérissons, les adultes infestant les ongulés, qui se trouvent être le plus souvent le dromadaire sur l'aire de distribution de la tique. Il n'est cependant pas rare de récolter des larves et des nymphes également sur dromadaire, de même que d'observer des cycles diphasiques. H.dromedarii serait donc d'une certaine plasticité biologique qui favoriserait ses chances de survie dans le milieu difficile où il habite.

Il est intéressant de comparer la distribution de H.dromedarii, coïncidant avec celle du dromadaire dans les déserts tropicaux, avec la distribution de H.asiaticum, recouvrant celle du chameau de Bactriane dans les déserts froids d'Asie centrale, de la Caspienne à la Mongolie. Par ailleurs H.schulzei caractéristique du plateau persique, se retrouve sur chameau et sur dromadaire. Les extensions des trois Hyalomma de déserts se superposent en Iran et Afghanistan.

Habitat

Parmi toutes les espèces de Hyalomma, H.dromedarii est certainement avec H.schulzei, la mieux adaptée aux conditions d'extrême sécheresse; elle est présente dans les oasis les plus reculées, sous des climats désertiques, pourvu qu'il existe une population animale, à plus forte raison dans les steppes semi-désertiques et tropicales; l'altitude n'est pas un facteur limitant tant que règnent les conditions favorables à H.dromedarii; en Erythrée et au Yemen, il est établi jusqu'à 7.000 pieds (2.100 m). L'espèce est dispersée le long des parcours de caravanes, plus dense au niveau des étapes (points d'eau, agglomérations); les tiques peuvent donc être disséminées très loin, mais il doit s'en perdre le plus grand nombre (HOOGSTRAAL, 1956 : 429).

La distribution générale de H.dromedarii recouvre celle des déserts tropicaux chauds; elle ne s'étend en aucune façon dans le désert froid d'Asie centrale; toutes les références dans ce sens intéressent en fait H.asiaticum, longtemps mis en synonymie avec H.dromedarii par les acarologistes non soviétiques.

En Afrique, le Hyalomma du dromadaire a la même distribution que son hôte dans son habitat normal : steppes boisées xérophytes sahéliennes nord, steppes boisées xérophytes somaliennes (populations dispersées); steppes semi-désertiques sahariennes et somaliennes (dans les oasis, le long des pistes ou dans les massifs d'altitude); steppes méditerranéennes à alfa.

Au Proche-Orient, l'espèce se retrouve dans des conditions analogues : steppes semi-désertiques arabo-persiques, steppes persiques à armoise et Stipa (populations dispersées).

En Afrique australe H.dromedarii avait été introduit avec des chameaux en Southwest Africa, entre les années 1939 et 1942; il ne semble pas que l'espèce s'y soit établie (THEILER, in HOOGSTRAAL, 1956 : 424).

Microhabitat

Sur le littoral d'Egypte, les adultes sont trouvés toute l'année et s'abritent sous les buissons ou à l'entrée des terriers; ils se mettent en chasse lorsque la température le permet ou au passage d'un hôte éventuel. Les femelles gorgées pondent sous les pierres, sous les buissons, dans les terriers, dans le sable des caravansérails (HOOGSTRAAL, 1956 : 429).

HYALOMMA ERYTHRAEUM Tonelli-Rondelli, 1932

(carte n°30)

Ce Hyalomma morphologiquement proche de H.dromedarii et de H.impeltatum, a dû être dans la plupart des cas confondu avec ces derniers (KAISER & HOOGSTRAAL, 1968, 1228). Sa distribution est remarquablement restreinte aux steppes xérophytes somaliennes. Les hôtes des adultes sont le dromadaire et le bétail.

HYALOMMA EXCAVATUM Koch, 1844

(carte n°30)

Les conceptions sur le statut systématique de cette espèce et des formes affines diffèrent selon les acarologistes.

POMERANCEV (1946, 24; 1950 : 212-214), HOOGSTRAAL & KAISER (1959, 243) distinguent au sein de H.anatolicum Koch, 1844 une sous-espèce de petite taille, H.a.anatolicum, associée à tous les stades aux bovins, dans les pâturages et les agglomérations, et une sous-espèce de grande taille, H.anatolicum excavatum, parasite des rongeurs de terriers aux stades préimaginaux et des ongulés domestiques et sauvages au stade adulte. De son côté, FELDMAN-MUHSAM (1954, 150; 1962, 211) considère qu'il ne s'agit que de variations d'une seule espèce.

Il semblerait que le rattachement de ces populations à H. excavatum sans distinction de sous-espèces soit plus conforme à la réalité. Les différences de tailles données comme caractéristiques sont corrélatives de conditions trophiques distinctes, ainsi que d'autres particularités morphologiques. La forme ditrope de grande taille correspondrait à la population naturelle, conforme par sa biologie à la plupart des autres Hyalomma; la forme de petite taille monotrope serait une population devenue domestique par adaptation aux bovins, ce qui lui a permis de subsister dans des zones où elle n'aurait pu le faire autrement. L'existence d'exemplaires intermédiaires, que l'on ne peut rattacher à l'une ou à l'autre forme, renforce le point de vue de simples différences d'origine cyclique ou trophique. Le nom utilisé ici, H. excavatum, pour désigner les deux populations, est préféré du fait qu'il en existe un type authentique de Koch au Musée de Berlin.

Il est remarquable que le même phénomène d'association à un animal domestique d'une espèce sauvage, avec adaptation biologique consécutive et constitution d'une souche autonome, se retrouve chez les Rhipicephalus; c'est le cas de Rh. sanguineus, qui a donné, à partir d'une population sauvage ditrope, une souche domestique monotrope adaptée au chien et répandue ultérieurement avec son hôte dans le monde entier. Les deux exemples sont parallèles.

Dans son ensemble, H. excavatum est une espèce paléarctique méditerranéenne. L'aire d'extension de la population sauvage recouvre les zones suivantes : le maquis méditerranéen chaud, les steppes méditerranéennes à alfa, les steppes semi-désertiques saharo-méditerranéennes, les steppes semi-désertiques arabo-persiques. Elle existe en foyers localisés sur les routes de caravanes dans les déserts du Sahara et du Proche-Orient. Elle ne peut pas être considérée comme élément de la faune éthiopienne, malgré quelques références des steppes saharo-sahéliennes et sahéliennes-nord, sur dromadaire.

Les populations domestiques monotropes de H. excavatum ont la même distribution dans l'ensemble; elles semblent surtout absentes du maquis méditerranéen et des steppes à alfa du Maghreb. Dans toutes les autres zones, la forme domestique est localisée et abondante dans des habitats domestiques ou péri-domestiques (pâturages, agglomérations, cultures), en relation avec des bovins; ceci dans des zones où les populations sauvages ditropes sont plus ou moins abondantes et disséminées. Ce qui est remarquable c'est l'abondance de H. excavatum domestique dans les établissements humains riverains des grands fleuves au milieu des steppes désertiques ou semi-désertiques : Nil et delta, bassin du Tigre et de l'Euphrate, zones d'inondation de l'Arav Darhja, Shyr Darhja et autres fleuves d'Asie centrale.

HYALOMMA FRANCHINII Tonelli-Rondelli, 1932

(carte n°29)

Ce Hyalomma a une distribution limitée aux steppes semi-désertiques saharo-méditerranéennes de Libye et d'Égypte et dans le Sinaï. Il présente un ditropisme d'hôtes normal, mais ceux des préimagos sont constitués d'une façon remarquable par les lézards qui vivent dans des terriers ou des pierrailles; les adultes se gorgent sur ongulés, le plus souvent sur dromadaire.

HYALOMMA IMPELTATUM Schulze & Schlottke, 1929; Kratz, 1940

(carte n°27)

H. impeltatum est distribué au pourtour des déserts du Sahara et du Proche-Orient, jusqu'en Iran. Il n'appartient pas à la faune éthiopienne, mais représente en Afrique orientale et occidentale un élément paléarctique méditerranéen. Son aire d'extension se confond approximativement avec celle de H. dromedarii, mais il est d'une part moins abondant dans le désert vrai, et d'autre part s'accommode de pluviométries plus fortes.

H. impeltatum est typiquement ditrope, ses préimagos se gorgeant sur rongeurs Myomorphes, lièvres, hérissons, les adultes infestant les ongulés et carnivores domestiques et sauvages, parfois l'autruche.

Habitat

En Égypte et au Sudan, H. impeltatum est une espèce des régions arides et semi-arides dont les immatures sont associées aux petits mammifères de terriers; d'un point de vue général, les caractéristiques biologiques de H. impeltatum ne sont pas encore exactement connues (HOOGSTRAAL, 1956: 457).

En Tanzanie, H. impeltatum est restreint aux steppes xérophytes masai, où il peut s'élever à 900-1.200 m (3.000-4.000 ft) et en faibles populations jusqu'à 1.500 m (5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 87).

En Nigeria, ce Hyalomma est surtout abondant dans les zones les plus arides des provinces du nord (UNSWORTH, 1952, 331).

L'aire de distribution de l'espèce intéresse les régions péri-désertiques du Sahara et du Proche-Orient.

Au sud du Sahara, les steppes boisées xérophytes sahéliennes nord et somaliennes constituent l'habitat normal de H. impeltatum; l'espèce y est très souvent dominante numériquement sur le dromadaire et les zébus; dans les steppes boisées xérophytes sahéliennes sud et masai, les populations sont moins abondantes et localisées aux zones les plus sèches, ainsi que dans les savanes tropicales soudaniennes, d'une façon encore plus marquée.

Dans les steppes semi-désertiques somaliennes et sahariennes (saharo-sahéliennes et sahero-méditerranéennes), la présence de l'espèce est limitée aux massifs d'altitude ou aux oasis le long des pistes, dans les mêmes conditions que H. dromedarii.

Dans le bassin méditerranéen, H. impeltatum se retrouve dans la steppe méditerranéenne à alfa.

Au Proche-Orient, l'habitat peut être situé en faible altitude : steppes semi-désertiques arabo-persiques ou sur les hauteurs du plateau iranien ; steppes persiques à armoise et Stipa.

Microhabitat

Les préimagos sont endophiles et présentent un microhabitat hypogé : terriers de rongeurs dans le sable ou les pierrailles, sous un couvert plus ou moins important, buissonnant ou arbustif.

Les adultes de H. impeltatum se tiennent à l'affût sur le sol dans un biotope abrité; ils se déplacent et recherchent activement l'hôte, signalé vraisemblablement par les vibrations du sol à son approche ou par les mouvements qu'il communique aux plantes et aux pierres; il suffit de s'arrêter au sahel à l'ombre d'un épineux pour voir après quelques minutes les tiques qui accourent rapidement vers soi; l'activité de ces adultes se place d'ailleurs plutôt le soir ou le matin, aux heures fraîches; au fort de la chaleur, l'activité semble suspendue.

HYALOMMA IMPRESSUM Koch, 1844

(carte n°29)

H. impressum constitue une espèce caractéristique des savanes et steppes de l'Atlantique au Nil, de même que H. albiparmatum est représentatif des steppes somalo-masai. H. impressum coïncide également avec une partie de l'aire de distribution de H. truncatum, dont il semble récemment dérivé, depuis l'isolement de l'Afrique centro-occidentale entre la forêt ombrophile et la chaîne volcanique des lacs (Pléistocène).

H.impressum, tout comme H.truncatum, est ditrope, infestant aux stades immatures les rongeurs, au stade adulte les ongulés et les carnivores domestiques et sauvages. Sur des caractères de ponctuation, il avait été un temps rapproché de H.marginatum rufipes; la morphologie des immatures et les affinités d'hôte en font un parent immédiat de H.truncatum.

Habitat

La distribution de H.impressum est entièrement comprise dans les savanes et steppes de l'Atlantique au Nil : steppe boisée xérophyte sahélienne nord (populations localisées, parfois abondantes), steppe boisée xérophyte sahélienne sud et savane boisée tropicale nord-soudanienne (habitat normal); l'espèce y est abondante mais plus localisée que H.truncatum, savane boisée subtropicale, sud-soudanienne et savane boisée subéquatoriale guinéo-oubanguienne (populations localisées).

Microhabitat

Il est vraisemblablement analogue à celui de H.truncatum; les immatures sont apparemment endophile (d'après les rares récoltes sur rongeurs à Sangalkam).

Climatologie

La distribution indiquée ci-dessus correspond à des pluviosités allant de 200 à 1.250 mm, la majorité de l'espèce correspondant à des pluviosités de 250-1.000 mm.

HYALOMMA LUSITANICUM Koch, 1844

(carte n°29)

H.lusitanicum est un Hyalomma restreint au maquis méditerranéen moyen ou chaud de l'ouest de la Méditerranée (Maghreb, Espagne, France, Sicile). Sa distribution semble liée à celle du lapin de garenne, sur lequel se gorgent les immatures, tandis que les adultes infestent tout ongulé ou carnivore disponible.

Le microhabitat des larves et des nymphes est donc confiné au terrier du lapin de garenne, dont la structure et les dimensions diffèrent de celles des terriers de rongeurs Myomorphes et de carnivores, ce qui rend compte de l'étroite association avec l'hôte des immatures, qui trouvent seulement dans cette situation les conditions microclimatiques favorables.

HYALOMMA MARGINATUM Koch, 1844

(carte n°28)

H.marginatum présente la particularité d'un cycle parasitaire diphasique ditrope, où les préimagos exophiles infestent en majorité les oiseaux et les lièvres, les adultes se gorgeant sur ongulés et carnivores. Ce type cyclique différencie donc H.marginatum des Hyalomma des groupes de H.excavatum et H.dromedarii (cycle triphasique ditrope naturellement) et de H.detrutum (cycle diphasique ou monophasique monotrope).

On distingue à l'heure actuelle plusieurs sous-espèces : H.m.marginatum du bassin méditerranéen, H.marginatum turanicum Pomerancev, 1946, du plateau persique et d'Asie touranienne, H.marginatum isaaci Sharif, 1928 d'Asie deccanienne.

Il semblerait que H.rufipes Koch, 1844, espèce éthiopienne, puisse être considérée comme une simple sous-espèce de H.marginatum; le type cyclique en est en effet identique, et les particularités morphologiques des adultes peuvent représenter une variation extrême dans le système de ponctuation; les préimagos en sont indiscernables. Cette conception correspond certainement à une réalité phylogénétique, car si H.rufipes n'est pas une sous-espèce de H.marginatum, elle lui est immédiatement apparentée et correspond aux populations isolées par le Sahara de celles de H.marginatum méditerranéen. Si ce sont bien sûr les oiseaux qui ont diffusé l'espèce à la fin du Tertiaire, la barrière écologique du désert a déterminé deux communautés de reproduction de part et d'autre du tropique. Aujourd'hui, bien que les migrations des oiseaux le long de la vallée du Nil transportent chaque année un nombre considérable de larves et de nymphes des deux populations en dehors de son aire de distribution, on ne constate pas d'établissement stable de H.marginatum en Afrique éthiopienne ou de H.rufipes dans le bassin méditerranéen; les récoltes d'un certain nombre d'adultes de l'une ou l'autre espèce indiquent simplement que les nymphes importées sur les oiseaux ont pu se métamorphoser sur place.

Quoi qu'il en soit, à l'heure actuelle il y a une certaine distance entre les types morphologiques des sous-espèces de H.marginatum et H.rufipes, même si les différences résident dans des degrés ou densité de ponctuation. D'autre part, le fait qu'une des espèce soit paléarctique, même sous climat pré tropical, et l'autre éthiopienne, indique que dans le cas de celle-ci l'adaptation aux climats tropicaux vrais et intertropicaux

a été réalisée, ce que n'ont pu faire d'autres espèces méditerranéennes, par exemple H.excavatum, sinon en évoluant complètement par différenciation de H.truncatum. Il est vraisemblable que l'évolution de H.rufipes est plus récente et que l'extension des déserts tropicaux aux périodes interglaciaires du Pléistocène a dû être un facteur déterminant.

Pour toutes ces raisons, traditionnelles, morphologiques, biologiques et biogéographiques, H.rufipes est étudié à part des sous-espèces de H.marginatum.

Entre les diverses sous-espèces de H.marginatum, les affinités d'hôte sont identiques; seule diffère la faune des hôtes disponibles évidemment selon l'aire d'extension de chacune des sous-espèces.

H.marginatum est désigné sous le nom de H.plumbeum (Panzer, 1795); Pomerancev, 1950, par les auteurs soviétiques.

HYALOMMA MARGINATUM MARGINATUM Koch, 1844

(carte n°28)

H.m.marginatum est distribué sur le pourtour du bassin méditerranéen, associé au maquis méditerranéen chaud et à la steppe à alfa; il existe également autour de la Mer Noire et sur le Caucase dans les steppes à armoise, les steppes mixtes boisées, l'étage des chênes, les steppes de montagne du Caucase, les forêts basses ou de moyenne altitude sur le versant sud de ce massif.

H.m.marginatum n'est représenté en Afrique éthiopienne que par quelques récoltes au Sudan, précisément sur le chemin des migrations d'automne des oiseaux le long du Nil.

HYALOMMA MARGINATUM TURANICUM Pomerancev, 1946

(carte n°28)

H.m.turanicum remplace H.m.marginatum sur le plateau persique, des versants sur le Proche-Orient et sur le Deccan, ainsi que l'Asie touranienne jusqu'au Sin Kiang. Il est associé aux steppes semi-désertiques tourano-mongoles, aux steppes d'altitude d'Asie et aux fourrés de zones d'inondation des grands fleuves. Comme H.m.marginatum, il a été récolté en petit nombre d'exemplaires en Afrique : Libye, Sudan.

Une certaine ressemblance de H.rufipes glabrum d'Afrique australe avec H.m.turanicum peut faire supposer qu'il s'agit des mêmes populations établies de part et d'autre des deux tropiques en altitude et correspondant aux extrémités de l'aire de migration des oiseaux. La question est discutée dans le commentaire sur H.r.glabrum.

HYALOMMA (HYALOMMINA) PUNT Hoogstraal, Kaiser & Coff Pedersen, 1969
(carte n°31)

H.punt dont les adultes viennent d'être décrits sur dromadaire et gazelle, n'est connu que des steppes semi-désertiques somaliennes et des steppes xérophytes somaliennes voisines.

HYALOMMA (HYALOMMINA) RHIPICEPHALOIDES Neumann, 1901; Schulze, 1919
(carte n°31)

Cette rare espèce longtemps méconnue n'est mentionnée que des écarts du Néguev, de Jordanie et de la côte d'Egypte sur le golfe de Suez, les immatures sur rongeurs (Acomys), les adultes sur gazelle.

HYALOMMA RUFIPES RUFIPES Koch, 1844
(carte n°28)

Les rapports systématiques de H.rufipes avec H.marginatum ont été définis dans le commentaire relatif à ce dernier.

Les caractéristiques du cycle évolutif de H.rufipes sont exactement les mêmes que celles de H.marginatum en ce qui touche l'exophilie de tous les stades, le ditropisme et les hôtes. H.rufipes est divisé actuellement en deux sous-espèces. H.r.rufipes panéthiopienne, et H.rufipes glabrum d'Afrique australe.

Habitat

En Afrique australe, H.rufipes est présent dans toutes les régions sèches : désert à plantes succulentes, désert du Karroo, faux Karroo, steppe à épineux (thorn veld), savane boisée à épineux (tree and thorn forest),

middle veld, low veld, savane côtière du Zululand; il est absent du maquis du Cap, de toute la bande côtière du low veld, de l'est de la savane boisée à épineux, de la savane boisée à broussailles (tree and bush veld) (THEILER, 1956, 239).

En Afrique orientale, la distribution de H.rufipes coïncide avec celle de l'association Amblyomma gemma - Rhipicephalus pravus (WILSON, 1953, 287).

En Tanzanie, H.r.rufipes est lié aux steppes xérophytes masai, y compris leur prolongement au sud vers le lac Rukwa, et avec les steppes de l'Usukuma; il est moins abondant dans les savanes tropicales rhodésiennes ou dans les communautés de montagne; il est rare au-dessous de 750 m et au-dessus de 1.350 m (2.500-4.500 ft); son association avec Amblyomma lepidum et Rhipicephalus pravus est constante (YEOMAN & WALKER, 1967 : 90).

L'espèce est répandue dans les zones les plus arides d'Afrique tropicale, recevant 10-30 inches de pluies annuelles (250-650 mm), sous forme de populations plus ou moins abondantes et localisées; dans les régions plus humides (à 40 inches de pluies annuelles et plus : 1.000 mm), H.rufipes se maintient lorsqu'il existe une importante saison sèche; au Soudan, il n'est plus commun dans les savanes sèches et semi-arides du nord que dans les savanes du sud; en Egypte, on ne le trouve que dans la vallée du Nil, jamais dans le désert absolu (HOOGSTRAAL, 1956 : 488).

Au total la distribution de H.rufipes recouvre toutes les steppes d'Afrique éthiopienne et la plupart des savanes sèches. En Afrique occidentale les zones intéressées sont donc les suivantes :

- steppes xérophytes sahéliennes nord et sud (habitat normal étendu, développement numérique optimal; c'est le Hyalomma dominant au sahel, au même titre que H.impeltatum);
- savane boisée tropicale nord-soudanienne (populations moins abondantes, mais parfois importantes localement);
- savane boisée subtropicale sud-soudanienne (populations localisées).

En Afrique orientale :

- steppes xérophytes somaliennes et masai (habitat normal, analogue au sahel ouest-africain);
- savanes boisées subtropicales rhodésiennes (populations relativement abondantes mais dispersées ou abondantes seulement dans les conditions locales); dans la savane boisée subtropicale mongolienne dont les conditions sont théoriquement favorables à H.rufipes, et analogues à celles de la savane rhodésienne, l'espèce semble rare;

- dans les savanes boisées équatoriales orientales d'altitude, les populations sont restreintes; l'existence de l'espèce dans cette zone normalement peu propice est favorisée par la proximité de la steppe masai, qui est son habitat normal, à partir duquel la faune sauvage répand H.rufipes au cours de ses déplacements.

Microhabitat

En raison de tropisme des préimagos envers les oiseaux ou les lièvres, les conditions d'étude du microhabitat naturel sont moins précises que dans le cas de parasitisme sur des hôtes de terriers (exemple : H.truncatum); la population est ainsi brassée et n'est pas localisée à un biotope précis; le microhabitat est toujours épigé aussi bien pour les larves que pour les adultes; dans leur phase active à jeun, mâles et femelles se tiennent à l'affût sur le sol à l'abri des pierres et de la végétation ou sur la végétation elle-même; il se déplace à l'approche de l'hôte; le type même de leur habitat ne semble pas favorable à une attente passive sur les plantes elles-mêmes jusqu'à l'arrivée d'un hôte éventuel, comme il est de règle pour la plupart des Rhipicephalus; le caractère dénudé du biotope oblige dans la plupart des cas H.rufipes à une recherche active de l'hôte.

Dans les steppes tropicales, la distribution de H.rufipes est relativement continue et régulière; dans les régions plus humides, la xérophilie de l'espèce lui fait trouver ses biotopes favorables dans les formations végétales ouvertes ou très ouvertes, sur les hauteurs plutôt que dans les bas-fonds; comme il est dit ci-dessus, les observations sont cependant malaisées du fait de la dissémination des nymphes gorgées par les oiseaux. Dès que le boisement devient important, les conditions microclimatiques deviennent défavorables à H.rufipes.

Ainsi dans les palmeraies côtières du Sénégal (niayes), qui ne reçoivent pas plus de 700 mm de pluies annuelles, mais bénéficient des vents marins humides et d'une végétation dense sur sol argileux qui retient l'humidité locale, H.rufipes est pratiquement absent (trois exemplaires seulement récoltés à Sangalkam sur trois ans d'observations hebdomadaires) parmi plusieurs milliers de tiques observées, malgré l'abondance des oiseaux qui introduisent certainement l'espèce d'une façon continue à partir des régions favorables toutes proches; par contre sont communes dans ces formations de palmeraies H.truncatum et H.impressum; de même dans la presqu'île du Cap-Vert (Dakar) où la végétation arborée est rare, mais qui est ouverte aux vents marins de la presqu'île, H.rufipes est journalièrement importée par les zébus du sahel qui viennent aux abattoirs et séjournent quelque temps dans les dunes locales avant la vente. Or, si on trouve couramment les immatures de H.rufipes sur les oiseaux de la région, l'espèce n'est pas établie sur le bétail local de la presqu'île.

L'exemple inverse peut être fourni par les prairies d'altitude d'Afrique australe; H.rufipes existe dans le low veld et le middle veld, malgré la pluviosité importante (750 mm sur cinq mois), en raison du caractère ouvert de ces formations de prairies; il est absent des zones densément boisées telles que la bande côtière à îlots de forêt.

Climatologie

En Afrique australe la distribution de H.rufipes est ordinairement limitée par les pluviosités dépassant 25 inches par an (625 mm) et comprend surtout des déserts et semi-déserts; dans certaines zones il peut exister par 30 inches de pluies annuelles (750 mm) lorsque la saison sèche est importante; il est absent dans les zones septentrionales et d'altitude recevant 30 inches par an; la répartition des pluies est alors plus importante que leur qualité; le passage au type climatique subtropical est un facteur limitant de l'espèce, de même que les régimes de pluies hivernales (hiver austral).

H.rufipes peut subsister dans les zones à basses températures (jusqu'à 120 jours de gel par an) ou à fortes températures (désert du Karroo); l'altitude en elle-même n'est pas un facteur limitant : c'est l'augmentation d'humidité concomitante qui joue ce rôle (THEILER, 1956, 239).

En Afrique orientale, les populations de H.rufipes ne sont établies que dans les zones recevant au plus 25 inches de pluies annuelles (625 mm) (WILSON, 1953, 287), mais ne sont nulle part très importantes.

Au Sudan, l'optimum pluviométrique de l'espèce est situé entre 10 et 30 inches de pluies par an (250-750 mm), s'il y a une saison sèche importante, la pluviosité peut atteindre 40 inches (1.000 mm) sans que H.rufipes disparaisse (HOOGSTRAAL, 1956 : 488).

En Tanzanie, cet optimum est de 375-875 mm (15-35 inches) annuels, mais l'espèce existe jusqu'à 1.000 mm (40 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 90).

L'habitat normal de l'espèce est situé entre les isohyètes des 150 et 750 mm annuels; au-delà de cette valeur, H.rufipes n'existe plus que dans des conditions locales favorisées par l'ouverture de la végétation; il disparaît au-delà de 1.250 mm annuels, sauf au sud du Sénégal et à l'ouest de la Guinée, où malgré l'importance des précipitations, qui atteignent 2.000 mm, la longue saison sèche de sept mois rétablit les conditions favorables; d'autre part H.rufipes se raréfie dans les conditions du microclimat côtier, dès que les pluies dépassent 500 mm. Au total la présence de H.rufipes est liée non seulement à une pluviosité limitée, mais encore à l'existence d'une seule saison pluvieuse annuelle.

HYALOMMA RUFIPES GLABRUM Delpy, 1946

(carte n°28)

Malgré certaines analogies morphologiques et écologiques entre les deux populations, il ne semble pas évident que H.r.glabrum soit assimilable à H.m.turanicum d'Asie centrale. L'argument de base serait celui de l'importation de moutons karakul d'origine iranienne aux environs de 1872; si la provenance des moutons est certaine, celle de la tique n'est pas prouvée pour autant. Il faudrait supposer que les tiques ét-ient restées fixées sur leurs hôtes tout au long du voyage; or en tenant compte du temps du transport, les femelles gorgées avaient dû se détacher avant que les navires aient abordé en Afrique australe; de plus il n'y aurait pas eu de raison que ce fût la seule espèce de tique introduite à partir d'Iran.

On pourrait beaucoup mieux invoquer le rôle des oiseaux migrants entre le Proche-Orient et l'Afrique australe; les H.m.turanicum introduits ainsi au stade nymphal n'auraient rencontré que dans le Karroo des conditions climatiques analogues à celles de leur zone d'origine, ce qui leur aurait permis de s'y établir.

La similitude des situations écologiques n'est pas non plus un argument en faveur de l'identité des populations sud-africaines et iraniennes. Des conditions de climat et d'altitude semblables entre le Karroo et le plateau persique ont pu déterminer des analogies morphologiques chez des populations génétiquement alliées; il y aurait donc ici plutôt un phénomène de convergence évolutive par suite de similitudes écologiques.

Habitat

La distribution de H.r.glabrum est entièrement restreinte aux steppes typiques du Karroo et aux zones analogues; l'espèce est absente du désert à végétation succulente; elle l'est également, d'une façon inattendue, du petit Karroo (THEILER, 1956, 239).

Climatologie

L'aire de distribution de H.r.glabrum reçoit moins de 15 inches de pluies annuelles (375 mm); la tique est rare par moins de 5 inches (125 mm), elle est absente des zones à pluies hivernales (climat méditerranéen du Cap). H.r.glabrum peut exister dans des régions très froides, à plus de 150 jours de gel par an, aussi bien que dans des régions sans gel; il tolère également bien les fortes températures des zones sèches. Tant que les exigences du point de vue de la pluviosité sont satisfaites, l'altitude n'est pas un facteur limitant; l'espèce existe jusqu'à 5.700 pieds (1.700 m) (THEILER, 1956, 239).

HYALOMMA SCHULZEI Olenov, 1931

(carte n°27)

H.schulzei est une espèce caractéristique du désert du plateau persique; ses adultes sont le plus souvent associés au dromadaire; les hôtes des immatures sont les rongeurs Myomorphes et les léporides. Transporté par les caravanes, il se retrouve dans tout le Proche-Orient arabe et avance jusqu'au Sinaï.

HYALOMMA TRUNCATUM Koch, 1844

(carte n°29)

H.truncatum est le Hyalomma le plus représentatif des steppes et savanes d'Afrique éthiopienne; il est présent dans les trois sous-régions et totalement absent de forêt équatoriale et des formations très humides. Il fait partie du groupe d'espèces proches de H.excavatum, notamment de H.lusitanicum et H.franchinii. L'ensemble est vraisemblablement dérivé d'un ancêtre commun.

La distribution de H.truncatum en Afrique indique une ancienneté d'extension par rapport à celles des deux autres Hyalomma proprement éthiopiens, H.albiparmatum d'Afrique orientale, H.impressum d'Afrique occidentale. La distribution de l'un et de l'autre coïncide d'ailleurs avec une partie de celle de H.truncatum, quoique chacun diffère de l'espèce d'origine dans ses préférences climatiques, H.albiparmatum étant plus xérophile, H.impressum plus hygrophile, que H.truncatum.

H.truncatum est de cycle triphasique ditrope; les préimagos infestent les rongeurs Myomorphes principalement, mais également les léporides, les hérissons et les oiseaux; les adultes sont des parasites potentiels de tous les ongulés et carnivores disponibles, parfois de l'homme, souvent de l'autruche et des outardes.

Habitat

En Afrique australe H.truncatum existe dans la savane boisée à épineux (tree and thorn forest), dans la steppe à épineux (thorn veld), dans le désert du Karroo, dans le faux Karroo, dans le maquis du Cap (evergreen sclerophyllous bush), dans les prairies du middle veld (zone est), dans la végétation côtière; il est absent du low veld, du high veld, de la forêt de Knysna; il est peu abondant dans le désert à végétation succulente (THEILER, 1956, 239).

En Afrique orientale, la distribution de H.truncatum coïncide avec celle de l'association Amblyorma gemma - Rhipicephalus pravus (WILSON, 1953, 287, H.transiens).

Au Kenya, dans la savane d'altitude, l'espèce est présente jusqu'à 8.500 pieds (2.600 m) (LEWIS, 1932, 175, H.aegyptium).

La distribution de H.truncatum recouvre toute l'Afrique éthiopienne continentale, sauf dans les zones forestières ou à forte pluviosité; au Sudan, il est absent ou rare de la province Equatoria à l'ouest du Nil (HOOGSTRAAL, 1956 : 499).

En Tanzanie, H.truncatum est surtout présent dans les communautés de montagne, entre 900 et 1.800 m (3.000-6.000 ft), avec quelques récoltes dans les savanes rhodésiennes de 600 à 900 m (2.000-3.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 92).

En Afrique occidentale, H.truncatum est représenté par des populations localisées, parfois abondantes, dans la steppe boisée xérophyte sahélienne nord; sa zone d'habitat normal et de maximum d'abondance est constituée par la steppe boisée xérophyte sahélienne sud et par la savane tropicale nord-soudanienne; dans la savane boisée subtropicale sud-soudanienne, la population est dispersée dans les savanes ouvertes et d'importance numérique inégale; dans les savanes boisées subéquatoriales guinéo-oubanguiennes et congoliennes les populations sont dispersées et rares, de très faible importance numérique, soumises aux conditions locales plus ou moins favorables.

En Afrique orientale, l'habitat de H.truncatum dans les steppes boisées xérophytes somaliennes ou masai est absolument comparable à la distribution dans le sahel d'Afrique occidentale : présence localisée, abondance variable dans le type somalien; distribution étendue de grande fréquence dans le type masai; dans les savanes boisées équatoriales orientales d'altitude, l'espèce est restreinte aux formations ouvertes; la présence de H.truncatum dans cette zone théoriquement peu propice est favorisée par la proximité des steppes masai; la mosaïque côtière forêt-savane héberge l'espèce en terrain découvert; dans la savane boisée subtropicale rhodésienne ou angolienne, la population est dispersée, plus ou moins abondante suivant les conditions locales.

Si H.truncatum et H.impressum composent habituellement des populations mixtes dans les savanes et steppes tropicales d'Afrique occidentale, H.albiparmatum remplace et exclut le plus souvent H.truncatum dans les steppes masai de moyenne altitude; celui-ci cependant semble véritablement en cause dans les steppes basses du Somali.

Microhabitat

Les larves et les nymphes de H.truncatum présentent un tropisme hypogé endophile qui les porte vers les rongeurs des terriers. Passé la phase de maturation qui suit la dernière mue, les adultes sont exophiles et se tiennent au niveau du sol ou sur la végétation, soit en posture d'affût, soit en déplacements rapides en direction d'un hôte qui les a alertés.

Au sahel ou dans les steppes somaliennes, H.truncatum habite plus particulièrement les formations boisées relativement humides, sur sols de bas-fonds; dans les savanes subtropicales ou subéquatoriales la distribution de l'espèce est restreinte aux espaces ouverts, sur les hauteurs ou les pentes plutôt que dans les bas-fonds; du fait des cultures qui obligent au déboisement H.truncatum trouve autour des villages du fait de l'activité humaine, les conditions de prolifération locale sur le bétail.

Climatologie

En Afrique australe, l'aire de distribution principale de H.truncatum correspond au semi-désert, jusqu'aux zones recevant 25-30 inches de pluies annuelles (625-750 mm); au-dessus de cette valeur les récoltes sont moins abondantes et l'espèce ne semble pas se maintenir dans les pays humides; à la limite de 30 inches, c'est le type de répartition des pluies au cours de l'année qui est déterminant; les courtes saisons pluvieuses correspondent à un type climatique plus favorable. Les basses températures et les hautes altitudes ne jouent pas de rôle en elles-mêmes; H.truncatum existe au Sutherland, à 4.700 pieds (1.410 m) avec 90-120 jours de gel par an; dans le Karroo (Middelburg, Beaufort West, Graaff Reinet), la tique se raréfie dans les montagnes à neige hivernale; c'est l'humidité consécutive de l'altitude qui joue en fait le rôle limitant (THEILER, 1956, 239).

En Afrique orientale H.truncatum ne subsiste plus que difficilement dans les régions recevant plus de 25 inches de pluies par an (625 mm) (WILSON, 1953, 287, H.transiens).

Dans la province Equatoria du Sudan, H.truncatum tolère plus de 25 inches de pluies annuelles; il doit s'agir en fait d'une combinaison avec d'autres facteurs tels que de plus fortes températures, de plus longues saisons sèches, une plus faible humidité relative au niveau de la végétation (HOOGSTRAAL, 1956 : 499).

En Tanzanie, c'est entre 625 et 1.500 mm (25-60 inches) annuels que se situe l'espèce (YEOMAN & WALKER, 1967 : 92).

En Afrique occidentale H.truncatum existe à partir de 150 mm de pluies annuelles, présente son optimum d'abondance et d'extension entre 400 et 1.000 mm; au-dessus et jusqu'à 1.250 mm les populations deviennent plus localisées en fonction de la végétation locale; les conditions climatiques particulières de l'Ouest-Africain ou des pluviosités annuelles très fortes peuvent intervenir sur une partie réduite de l'année (jusqu'à 2.000 mm étalés sur cinq mois seulement en Guinée et au sud du Kenya); la longue et forte saison sèche rétablit alors les conditions climatiques favorables à H.truncatum.

Il existe un remarquable phénomène de discordance entre les habitats respectifs et leur type climatique au sujet de H.truncatum et H.rufipes, dans l'Ouest-Africain et en Afrique australe, qui semble indiquer surtout dans le cas de H.truncatum une modification importante de l'hydrophilie aux extrémités de l'aire de distribution. Alors que dans l'Ouest -Africain H.rufipes est nettement plus xérophile que H.truncatum (les aires de distribution correspondent respectivement à un optimum de 250-500 mm, dans le sahel nord ou un optimum de 500-750 mm dans le sahel sud), en Afrique australe au contraire H.truncatum est absent des prairies qui reçoivent de 625 à 750 mm de pluies annuelles (low veld), alors que H.rufipes est naturellement présent dans les formations ouvertes de même pluvionétries; d'autre part l'une et l'autre espèce sont absentes en altitude dans le high veld, qui reçoit également 625-750 mm de pluies par an.

M A R G A R O P U S Karsch, 1879

Le genre Margaropus comprend seulement deux espèces éthiopiennes de distribution restreinte, très éloignée l'une de l'autre. Les Margaropus très proches morphologiquement et biologiquement des Boophilus (même cycle parasitaire monophasique), dont ils sont manifestement dérivés. Ils représentent un rameau récent proprement éthiopien, de la lignée des Boophilus. Cette différenciation a dû se produire au Pliocène ou même au Pléistocène.

Comparativement aux Boophilus d'Afrique, les Margaropus sont nettement xérophiles.

MARGAROPUS REIDI Hoogstraal, 1956

(carte n°22)

Cette espèce, connue seulement par un très petit nombre d'exemplaires sur girafe du Bahr el Ghazal (Sudan), provient des savanes tropicales soudaniennes à l'ouest du Nil. Il est encore difficile d'affirmer s'il s'agit d'une espèce d'affinités orientales ou occidentales au sein de la faune des tiques éthiopiennes. Alors que des récoltes d'ectoparasites ont été faites sur les girafes d'Afrique orientale, notamment au Kenya et en Tanzanie, ceux des girafes du Tchad ou du Niger par exemple ne sont pas connus; c'est pourquoi l'appartenance de M.reidi à la faune d'Afrique centro-occidentale présente une plus forte probabilité.

MARGAROPUS WINTHEMI Karsch, 1879

(carte n°22)

On ne connaît pas d'hôtes sauvages pour M.winthemi. Les références de récoltes font état seulement du cheval et du boeuf. Sa préférence marquée vis-à-vis du cheval (on le nomme the winter horse tick) fait supposer que les hôtes sauvages originels ont peut-être été les zèbres (Equus Z.zebra, E.quagga) autrefois présents dans le Karroo et disparus depuis (cf. HOOGSTRAAL, 1967, 127).

Habitat

La distribution de M.winthemi est restreinte à l'Afrique australe; l'espèce cependant n'a pu être introduite dans des pays voisins lors d'importation de bétail. Sur l'aire d'origine, M.winthemi est présent dans la steppe boisée à épineux (thorn veld); dans tous les types de prairies : low veld, high veld, middle veld; dans le désert du Karroo; par contre il est absent de tous les types de forêts (forêts tempérées de Knysna, maquis du Cap, mosaïque côtière forêt-savane), de certaines savanes boisées (savane à épineux : tree and thorn forest) savane boisée à broussailles : tree and bush veld), du désert à végétation succulente (THEILER & SALISBURY, 1958, 599).

Microhabitat

La distribution de M.winthemi correspond à des formations ouvertes, steppiques ou de savanes, et disparaît dès que les boisements deviennent denses.

Climatologie

En Afrique australe, M.winthemi est abondant jusqu'à 5.000-6.000 pieds (1.500-1.800 m) et dans des régions à plus de 90 jours de gel par an; il est absent des zones les plus chaudes, qu'elles soient sèches ou humides; il n'existe pas dans les zones à pluies hivernales, de mai à août (climat méditerranéen du Cap); l'excès de pluviosité est un facteur limitant, à partir de 40 inches par an (1.000 mm) (THEILER & SALISBURY, 1958, 599). Le parasitisme est surtout hivernal, et le fait est rendu possible par le cycle monophasique.

P T E R Y G O D E S Neumann, 1913)

PTERYGODES FULVUS (Neumann, 1913)

(carte n° 34)

Pt.fulvus constitue l'exemple d'un intermédiaire entre les Rhipicephalus et les Hyalomma. Il doit plutôt représenter une lignée parallèle issue de la souche commune, qui a subsisté dans les massifs montagneux du Sahara. Les caractères qui le rapprochent des Hyalomma correspondent plutôt à des adaptations à la vie au désert, notamment la présence d'yeux hémisphériques. La formule des plaques ventrales du mâle serait autant du type Hyperaspidion que de Hyalomma.

Les adultes ont été récoltés sur ongulés : mouton, chèvre, dromadaire, mais il semble que dans les conditions naturelles l'hôte habituel soit le mouflon, habitant typique des steppes semi-désertiques d'altitude du Sahara (Aïr, Tibesti, Hoggar). Les préimagos se gorgent sur des rongeurs typiquement sahariens, les goundis (Ctenodactylidae).

Pt.fulvus constitue une relique dans le Sahara d'une lignée rhipicéphalidiennne qui n'a pas eu de développement. Il ne peut être considéré ni comme éthiopien, ni comme paléarctique.

Habitat

Pt.fulvus semble la seule tique endémique des massifs montagneux sahariens (Aïr, Tibesti); cette distribution correspond à la steppe saharo-méditerranéenne d'altitude, de 1.500 à 3.000 m; les références du sud-tunisien se placent également dans la steppe saharo-méditerranéenne, cette fois-ci en situation normale et en moindre altitude, de 500 à 1.000 m. Le petit nombre des récoltes ne permet pas de savoir si la distribution de Pt.fulvus est restreinte aux régions indiquées ou étendue à toutes les zones de steppes saharo-méditerranéennes du centre du Sahara et de sa bordure septentrionale.

Microhabitat

Les adultes sont exophiles et parasitent les ruminants domestiques ou sauvages; de ce point de vue, le mouflon semble l'hôte naturellement disponible en raison de son habitat dans les régions montagneuses ou accidentées.

Les préimagos sont endophiles et habitent les terriers des petits rongeurs où leurs galeries sous les chaos de pierrailles; les goun-dis, du fait de leur habitat dans les régions montagneuses subdésertiques semblent très fréquemment associés à l'évolution des immatures de Pt.fulvus.

Climatologie

L'habitat de cette espèce se situe sous des climats entièrement désertiques où les précipitations n'atteignent pas le plus souvent 50 mm annuels. Les exigences microclimatiques de l'espèce font qu'on ne la trouve qu'en montagne, à proximité des cours d'eau temporaires ou des sources, et dans les lieux de passage des caravanes ou fréquentés par des herbivores domestiques et sauvages.

R H I P I C E N T O R Cooper & Robinson, 1908

Ce genre regroupe deux espèces éthiopiennes dont la morphologie, comme semble l'indiquer la dénomination générique, pourrait faire croire qu'il s'agit d'un intermédiaire entre Dermacentor et Rhipicephalus; en fait, il ne s'agit que de ressemblances; la structure des adultes et des stades préimaginaux indique des affinités avec Dermacentor; seule la forme de la basis capituli évoque Rhipicephalus.

La biologie des deux espèces est mal connue; il semble qu'il s'agisse de cycles ditropes, avec adultes non pas exophiles, mais cryptophiles, en liaison avec le parasitisme sur les carnivores, qui semble primordial; le cycle se rapproche alors beaucoup de celui d'Haemaphysalis leachi.

RHIPICENTOR BICORNIS (Nuttall & Warburton, 1907)

(carte n°32)

La distribution de Rhc.bicornis correspond aux savanes subtropicales rhodésiennes, aux savanes tropicales australes typiques et à mopané, aux savanes tropicales du Transvaal et aux steppes xérophytes du Kalahari (Damara); quelques récoltes proviennent des savanes subéquatoriales oubangiennes et katangaises, ainsi que des savanes équatoriales d'altitude du Rwanda.

En ce qui concerne les hôtes, la composition des récoltes est comparable à celle d'Haemaphysalis leachi, à ceci près qu'il ne s'agit que d'adultes; les carnivores sont représentés en majorité; le parasitisme sur le bétail et les ongulés sauvages est plus occasionnel. Rhc.bicornis apparaît donc plutôt comme une tique de fourrés, cryptophile plutôt que nettement exophile; il faut remarquer que les ongulés sont cités comme hôtes seulement des savanes rhodésiennes; dans les savanes tropicales plus sèches ne sont cités que les carnivores : le microhabitat doit y être plus protégé. Une récolte sur daman au Transvaal va dans ce sens.

Le microhabitat des préimagos n'est pas connu.

RHIPICENTOR NUTTALLI Cooper & Robinson, 1908

(carte n°32)

La distribution de Rhc.nuttalli touche les savanes tropicales australes typiques et à mopané, les savanes tropicales du Transvaal, les steppes xérophytes du Kalahari (bordure avec les savanes et Damara), les steppes du Karroo, du faux Karroo et le Karroo côtier.

Les hôtes sont en majorité des habitants de terriers ou de gîtes très abrités : carnivores, hérissons, porc-épic; les ongulés cités le sont plus rarement que dans le cas de Rhc.bicornis. La même conclusion s'impose : Rhc.nuttalli est très certainement une espèce cryptophile, non proprement exophile. Le microhabitat des préimagos n'est pas connu.

R H I P I C E P H A L U S Koch, 1844

Rhipicephalus constitue le genre le plus riche en espèces d'Afrique éthiopienne : une cinquantaine (contre 7 espèces mésogéennes et 3 espèces orientales). Cette abondance pourrait faire croire qu'il s'agit d'un genre typiquement éthiopien; en fait le problème de l'origine des Rhipicephalus ne peut être dissocié de celui des Hyalomma. Le type évolutif ditrope commun à la plus grande part des espèces dans les deux genres n'a pu s'établir que corrélativement à l'évolution concomitante des rongeurs Myomorphes et des ruminants, hôtes respectifs des immatures et des adultes. On sait que l'évolution de ces divers ordres de mammifères a eu lieu dans les savanes et les steppes tropicales d'Asie. Le fait est toujours apparent dans la distribution actuelle des Hyalomma, d'affinités xérophiles. La mésophilie de la plupart des Rhipicephalus leur a permis de s'établir dans les diverses savanes d'Afrique, et d'y connaître une richesse de spécifications qui a son pendant dans la richesse de la faune éthiopienne en murins et en ruminants. C'est par un mouvement analogue que quelques espèces, de souche paléarctique elles aussi, ont pénétré la faune orientale.

La question de l'antériorité relative des Hyalomma et des Rhipicephalus a été abordée dans le commentaire sur le genre Hyalomma et dans celui sur Rh.pulchellus.

Le très grand nombre des espèces de Rhipicephalus peut être classé en divers sous-genres et groupes d'espèces, qui se constituent pour la plupart selon la morphologie et la biologie. Ceci rend apparent le parallélisme entre l'évolution morphologique et l'adaptation évolutive à l'éthologie des hôtes, en particulier des ruminants, qui se déplacent rapidement dans les formations ouvertes. Ceci a déterminé la transformation du type cyclique triphasique primitif en type diphasique (chez Digineus); la monophasie a été obtenue en même temps que la différenciation de genres dérivés de Rhipicephalus, mais de morphologie régressive, les Boophilus et Margaropus. Cet aspect évolutif a été commenté dans les généralités sur les cycles.

Les divers sous-genres et groupes d'espèces de Rhipicephalus sont les suivants :

- Rh.(Digineus) Pomerancev, 1936; espèces diphasiques monotropes exophiles (Rh.bursa, Rh.evertsi, Rh.glabroscutatus);

- Rh.(Hyperaspidion) Pomerancev, 1936; triphasiques monotropes endophiles (Rh.cuspidatus, Rh.armatus, Rh.theileri);

- Rh. (Lamellicauda) Pomerancev, 1936; espèces triphasiques monotropes exophiles (Rh. appendiculatus, Rh. duttoni, Rh. supertritus, Rh. muehlensi, Rh. carnivoralis, Rh. sculptus, Rh. camelopardalis; espèces émaillées : Rh. pulchellus, Rh. humeralis, Rh. maculatus); les caractéristiques morphologiques de ces espèces les différencient moins des Rhipicephalus proprement dits que dans le cas des sous-genres précités; il est tout aussi justifié de les réunir dans le groupe de Rh. appendiculatus;

- groupe de Rh. sanguineus; espèces triphasiques ditropes endo-exophiles (Rh. sanguineus, Rh. turanicus, Rh. sulcatus, Rh. guilhoni, Rh. moucheti, Rh. ziemanni, Rh. aurantiacus; en Eurasie, Rh. rossicus Yakimov & Kol-Yakimova, 1911, Rh. pumilio Schulze, 1935); espèces triphasiques monotropes endophiles (Rh. schulzei Olenov, 1929, Rh. ramachandrai Dhanda, 1966, Rh. pusillus, Rh. boueti);

- groupe de Rh. simus; espèces triphasiques ditropes endo-exophiles (Rh. simus, Rh. muhsamae, Rh. senegalensis, Rh. lunulatus, Rh. complanatus, Rh. planus, Rh. reichenowi, Rh. bequaerti, Rh. longicoxatus, Rh. follis, Rh. deltoideus, Rh. capensis, Rh. compositus, Rh. gertrudae, Rh. cliffordi, Rh. longus, Rh. hurti, Rh. jeanneli, Rh. dux (émaillé); espèces orientales : Rh. haemaphysaloides Neumann, 1897, Rh. sculpturatus T.S. Dias, 1959); espèces triphasiques monotropes endophiles (Rh. simpsoni, Rh. distinctus);

- groupe de Rh. pravus; espèces triphasiques ditropes endo-exophiles ou exophiles (Rh. pravus, Rh. neavei, Rh. punctatus, Rh. oculatus, Rh. arnoldi, Rh. masseyi, Rh. longiceps, Rh. tricuspis); ce groupe est morphologiquement intermédiaire entre celui de Rh. sanguineus et celui de Rh. appendiculatus, avec une certaine tendance à l'exophilie chez les stades préimagina x (envers les léporides et les insectivores Macroscelididae).

Habitat

Le genre Rhipicephalus est représentatif de l'Ancien-Monde, et plus particulièrement de l'Afrique et du bassin méditerranéen au sens large; dans la région éthiopienne, il représente le problème systématique majeur pour les acarologistes.

Pratiquement tous les types de végétation sont habités par une ou plusieurs espèces de Rhipicephalus, depuis le maquis méditerranéen, les steppes d'Asie centrale jusqu'à la forêt équatoriale d'Afrique; en fait, le genre est absent seulement des zones désertiques et subdésertiques sahariennes et arabo-persiques.

Chaque espèce est assez précisément établie dans une ou quelques zones biogéographiques, surtout dans le cas des Rhipicephalus triphasiques ditropes, qui représentent le plus de phases libres dépendantes des facteurs écologiques. Ce phénomène est très important et permet à l'heure

actuelle de dissocier, conjointement à l'utilisation de certaines particularités morphologiques d'observation plus ou moins aisée, ce qui était jusqu'à présent considéré comme une espèce à répartition très étendue en plusieurs espèces à distribution limitée, dans des zones naturelles homogènes. De ce point de vue, les conceptions sur l'ensemble des Rhipicephalus africains subissent à l'heure actuelle une remise en question complète. Jusqu'à présent, seule une espèce a pu se libérer du conditionnement écologique particulier à son aire de distribution originelle; il s'agit de Rh.sanguineus, et plus exactement, de sa souche domestique adaptée aux chiens, à tous ses stades, et qui a pu envahir toutes les régions intertropicales et pré-tropicales de la planète, à la suite des mouvements humains et commerciaux qui ont eu lieu depuis la Renaissance.

Microhabitat

Les divers habitats présentés par les espèces du genre Rhipicephalus sont évidemment parallèles aux préférences d'hôtes de chaque stade.

Les Digineus diphasiques sont monotropes, et par suite exophiles pendant tout le cycle. Les Lamellicauda, ou tout au moins les espèces qui, morphologiquement, appartiennent à ce sous-genre et dont on connaît la biologie, sont triphasiques et monotropes, donc exophiles à tous les stades.

Les Rhipicephalus sensu stricto non spécifiques sont triphasiques et ditropes; les larves et les nymphes sont endophiles et évoluent dans les terriers ou dans les abris à microclimat analogue; les adultes sont exophiles et se tiennent pendant leur saison d'activité aux divers niveaux du tapis herbacé.

Les Rhipicephalus sensu stricto spécifiques sont triphasiques et monotropes, et endophiles à tous les stades; l'importance du gîte va du terrier de petit rongeur au terrier de l'oryctérope, aux galeries des damans dans les chaos rocheux ou dans les petites grottes.

Le microhabitat de Rhipicephalus (Hyperaspidion) cuspidatus est constitué par le terrier de l'oryctérope de l'Ouest-Africain, dans lequel tous les stades évoluent sur cet hôte et sur tous les habitants habituels ou passagers du terrier.

Climatologie

Les Rhipicephalus sensu lato n'existent que sous les climats pré-tropicaux, tropicaux et équatoriaux de l'Ancien-Monde, ainsi que les genres avec lesquels ils présentent une affinité phylogénétique, les Hyalomma et

les Boophilus et diffèrent totalement en cela des Dermacentor vrais, qui représentent une lignée parallèle, quoique voisine.

Les diverses espèces de Rhipicephalus exophiles sont établies dans des zones relativement limitées du point de vue des fluctuations climatiques qui y règnent; les facteurs limitants les plus importants sont constitués par l'humidité relative au niveau des terriers ou du sol en ce qui concerne les régions tropicales ou intertropicales; de leur côté les facteurs thermiques sont dominants dans les régions prètropicales et limitent les possibilités d'extension d'une espèce en fonction de la durée et de l'intensité des saisons chaudes compatibles avec le développement des stades libres au moment de l'embryogénèse ou des pupaisons. Les espèces les plus septentrionales supportent sans inconvénient des gels prolongés au cours de l'hiver.

RHIPICEPHALUS APPENDICULATUS Neumann, 1901

(carte n°48)

Rh.appendiculatus est représentatif d'un groupe d'espèces bien caractérisées par leur morphologie à tous les stades et par leur cycle parasitaire monotrope entièrement exophile.

Par ailleurs, Rh.appendiculatus constitue certainement le Rhipicephalus le plus important économiquement parmi toutes les espèces du genre, du point de vue de la pathologie vétérinaire, du fait qu'il est le vecteur naturel de la theilériose à Theileria parva. C'est pour cela qu'il est également le mieux connu dans sa distribution et dans son habitat, car il a fait l'objet de nombreuses études et observations en Afrique orientale et australe.

Ongulés et carnivores représentent à tous les stades des hôtes possibles pour Rh.appendiculatus; dans les conditions naturelles les infestations sont moyennes. L'établissement de bovins domestiques est pour lui une situation très favorable de multiplication, voire de pullulation, du fait de la présence constante d'hôtes disponibles pour tous les stades; ceci a dû changer quelque peu l'aspect de la distribution originelle de Rh.appendiculatus, quantitativement et topographiquement.

Les immatures infestent les primates, léporides, insectivores Soricidae, Macroscelididae et Erinaceidae, porcs-épics, aulacode, rongeurs Sciuriformes et Myomorphes, concurremment avec les ongulés et les carnivores.

Habitat

En Afrique australe, Rh.appendiculatus existe dans divers types de végétation : forêt-savane côtière (bush and subtropical forest), prairies du low veld, savane boisée à épineux (tree and thorn forest), savane boisée à brousse (tree and bush veld); il se raréfie dans la steppe à épineux (thorn country); il est absent du Karroo et du faux Karroo, des prairies du high veld et du middle veld, de la plus grande partie de la steppe à épineux, ainsi que dans le low veld, au sud du Drakensberg (nord-ouest du Natal) (THEILER, 1949, 269; 1962 : 102). Les Rh.appendiculatus, signalés du brokenveld (faux Karroo) en 1949 sont en réalité des Rh.neavei (= Rh.kochi ?) (THEILER & ROBINSON, 1953, 93, Rh.pravus).

Les populations du maquis du Cap et de la forêt tempérée de Knysna, jusqu'ici rattachées à Rh.appendiculatus (THEILER, 1949, 269) représentent peut-être une espèce voisine mais distincte, Rh.nitens (THEILER, 1962 : 102); les différences morphologiques entre les deux formes sont minimes, mais les particularités climatiques et biogéographiques du maquis du Cap sont suffisamment accusées pour renforcer ce point de vue; des points de comparaison existent d'ailleurs avec la distribution respective des espèces du groupe de Rh.capensis, ainsi que dans le parallélisme d'extension en Afrique australe entre Amblyomma habraeum et Rh.appendiculatus sensu stricto.

En Afrique orientale, dans les savanes d'altitude et les communautés de montagne, l'association de Rh.appendiculatus et d'Amblyomma variegatum est constante (WILSON, 1953, 287; YEOMAN & WALKER, 1967 : 112 et 200; BARNETT & WALKER, 1961, Atlas du Kenya); ce fait a été cité dans le commentaire sur A.variegatum. En réalité il ne s'agit que d'une association partielle. De plus elle est une conséquence de la structure en mosaïque des paysages de l'Est-Africain, entre les communautés de montagne et savanes rhodésiennes et les steppes masai; en l'absence de savanes tropicales, la distribution d'A.variegatum, espèce mésophile, se trouve ramenée à peu près à celle de Rh.appendiculatus hygrophile.

En Tanzanie, Rh.appendiculatus présente les infestations les plus massives dans les communautés de montagne et les savanes équatoriales victoriennes; il est peu abondant, marginal et localisé dans les steppes masai et de l'Usukuma; il est peu fréquent dans les savanes tropicales basses de la Rufiji; il semble absent de la plus grande partie des savanes rhodésiennes; dans les types de végétation favorables, il est présent du niveau de la mer jusqu'à 1.800-2.000 m (6.000-7.000 ft), alors que le bétail ne dépasse pas 1.000 m (YEOMAN & WALKER, 1967 : 112).

Dans leur ensemble, en fonction de la présence de Rh.appendiculatus, les zones de pâturage du Kenya peuvent être divisées dans les types suivants (WILSON, 1953, 287) :

- zones à Rh.appendiculatus établies depuis longtemps (à theilériose enzootique);
- zones sans Rh.appendiculatus, la plupart en savanes ouvertes sans arbres;
- zones non contrôlées où Rh.appendiculatus gagne graduellement en fonction de l'extension de l'élevage (à theilériose potentielle);
- zones propices à Rh.appendiculatus mais où l'éradication a réussi.

A la limite de ces zones, il n'y a pas de distribution nette entre les pâturages favorables à Rh.appendiculatus (dirty areas) et ceux qui ne le sont pas (clean areas); selon la pluviosité des années et l'évolution de la végétation, par elle-même ou sous l'action de la pâture, les pays peuvent devenir favorables ou non à la tique; au sein des zones infestées d'autre part, certaines régions sont dépourvues de Rh.appendiculatus, quoiqu'elles présentent, du point de vue écologique, toutes les conditions nécessaires à son existence (LEWIS, 1934, 375).

Le facteur déterminant la distribution de Rh.appendiculatus en Afrique continentale semble être constitué par l'altitude. Par comparaison de la végétation, de la climatologie, etc. entre les zones analogues des sous-régions orientales et occidentales d'Afrique, c'est l'élément fondamental qui oppose les régions où Rh.appendiculatus existe à celles où il n'existe pas. La distribution normale de l'espèce commence à partir de 1.000 m, mais les conditions optimales se rencontrent de 1.200 à 2.500 m; au-dessus de cette altitude, Rh.appendiculatus se raréfie et cède la place à d'autres espèces.

Les fortes pluviosités de montagne sont certainement une conséquence dont bénéficie Rh.appendiculatus; ce facteur cependant n'explique pas à lui seul l'extension particulière de l'espèce; le facteur d'altitude intervient en régularisant les fluctuations de la température, en étalant les précipitations sur un grand nombre de mois, mais surtout en maintenant une humidité relative pendant un temps plus ou moins long, nécessaire à l'évolution de la tique, en fonction des facteurs précédemment indiqués; le résultat de cette régularisation se traduit par une fraîcheur relative et par une humidité au sol ou dans la végétation, qui est très élevée mais n'est pas maximale; c'est ce dernier point qui différencie nettement les régions d'altitude et les régions basses, même dans le cas où elles présentent une pluviosité identique au cours de l'année.

La distribution de Rh.appendiculatus coïncide donc avec les zones naturelles suivantes :

- savane boisée équatoriale orientale d'altitude; prairies de montagne équatoriale d'Afrique;
- mosaïque côtière orientale forêt-savane;

- savane boisée subtropicale rhodésienne;
- savanes boisées tropicales australes typiques et à mopané;
- mosaïque côtière forêt-savane du Mozambique et du Zululand;
- prairie tempérée australe du low veld;
- maquis du Cap et forêt tempérée de Knysna (il s'agit plutôt de l'espèce voisine, Rh.nitens).

A l'ouest du haut pays est-africain, les références de cette espèce doivent être interprétées comme des erreurs possibles de détermination (ce qui est le cas certainement dans beaucoup de publications anciennes), ou comme des récoltes sur du bétail non originaire du lieu. Les transports d'animaux à l'intérieur de l'ancien Congo-Belge expliquent la présence occasionnelle de Rh.appendiculatus dans les provinces du Congo-Equateur et du Congo-Kwango; il est d'autre part vraisemblable que la plupart des localités signalées du Congo-Oriental et de l'est du Centre-Afrique correspondent à des populations naturelles plus ou moins importantes, à la limite des conditions compatibles avec leur existence, à une altitude moindre que celle de l'habitat normal mais relativement proche (de 750 à 1.000 m), au voisinage immédiat de l'aire d'extension typique de l'espèce, dans des régions qui constituent géographiquement des contre-forts des massifs d'Afrique orientale victorienne.

Dans les savanes soudano-guinéennes basses de l'Ouest-Africain, Rh.appendiculatus est totalement absent sur plusieurs dizaines de milliers de tiques observées.

Sur le plateau angolien, dans les savanes boisées subtropicales et subéquatoriales, Rh.appendiculatus est remplacé par Rh.duttoni.

Il semble que dans le maquis du Cap un phénomène analogue de vicariance se produit avec Rh.nitens.

D'après leurs distributions respectives, Rh.appendiculatus et Rh.pravus s'excluent l'un l'autre. En Afrique orientale cependant ils peuvent coexister en certaines régions, dans les zones marginales de leur extension, au passage des steppes sèches aux savanes boisées d'altitude à la limite de chacun de ces domaines, ou à la périphérie des enclaves d'altitude au milieu des steppes du centre du Kenya et de la Tanzanie; Rh.pravus est alors associé aux formations ouvertes, et Rh.appendiculatus aux régions plus ou moins densément boisées.

Microhabitat

En Afrique australe, l'existence de Rhipicephalus appendiculatus est liée à la forme de la couverture végétale; les tapis herbacés à graminées et à buissons bas sont les plus favorables; Rh.appendiculatus est présent dans les savanes boisées et les forêts claires, mais il est absent des forêts denses, même dans les zones climatologiquement favorables; la nature des graminées n'intervient pas, qu'il s'agisse de pâtures tendres ou sweet veld (à Eragrostis ou Themeda), ou du pâturage dur ou sour veld (à Danthonia); il existe dans les zones cultivées, mais non dans les plantations de sisal ou de canne à sucre; il est absent des prairies pures à graminées basses ou de moyenne hauteur (middle veld, high veld); dans le low veld à hautes graminées il ne se trouve que dans les zones boisées ou arbustives; son paysage typique correspond à la prairie mixte à graminées et à buissons (THEILER, 1949, 269).

Au Kenya, les adultes se tiennent à l'affût dans les savanes ouvertes parsemées de buissons et d'arbustes, plutôt que dans les savanes boisées qui conviennent mieux à Rh.simus, de 6.900 à 8.500 pieds (2.070-2.550 m) (LEWIS, 1931, 151).

Dans les savanes rhodésiennes du Malawi, Rh.appendiculatus est associé aux formations à Brachystegia; au contraire, les boisements à Acacia et Combretum, plus aérés, sont moins favorables à l'espèce, donc recommandables pour la pâture du bétail; du fait des cultures, les troupeaux en sont retirés en saison des pluies, ce qui les oblige à paître dans les savanes à Brachystegia, où ils s'infestent de Rh.appendiculatus; le bétail revient en saison sèche dans les régions de culture, pour y consommer la paille de maïs et autres sous-produits agricoles (WILSON, 1946, 118).

C'est la densité et la hauteur du tapis graminéen qui semblent surtout importantes pour constituer un microhabitat favorable; ces conditions sont de mieux en mieux satisfaites quand on passe des savanes rhodésiennes aux savanes d'altitude et aux communautés de montagne (YEOMAN & WALKER, 1967 : 112).

Tous les stades de Rh.appendiculatus sont exophiles et l'espèce est monotrope; c'est au niveau de la couche herbacée qu'a lieu l'évolution; la sensibilité des larves et des nymphes à jeun qui ne bénéficient pas de l'abri des terriers, comme dans le cas d'autres espèces, est en rapport avec la distribution montagnarde de Rh.appendiculatus.

Au Kenya, Rh.appendiculatus est habituellement absent de la plaine et des hauts plateaux; son maximum d'abondance est observé entre 4.600 et 7.000 pieds (1.380-2.100 m); il pénètre plus en altitude dans des conditions de végétation locales qui sont favorables, le long des galeries boisées des cours d'eau; il descend vers la plaine en fonction de facteurs locaux analogues (LEWIS, 1939, 261).

En Afrique orientale, la contiguïté des savanes humides avec les steppes sèches masai provoque, selon la pluviosité des années, des extensions ou des retraits de l'aire habitée par Rh.appendiculatus, sur un territoire intermédiaire où l'on observe des épizooties occasionnelles et graves de theilérioses bovines pendant les séries d'années humides, suivies de la disparition de la maladie pendant les années sèches suivantes (WILSON, 1953, 287).

Au Sudan, les récoltes de l'espèce ont eu lieu à 3.000 pieds (900 m), dans des savanes très boisées (HOOGSTRAAL, 1956 : 611).

En Tanzanie, Rh.appendiculatus est présent toute l'année dans les régions humides et fraîches et dans les savanes boisées de moyenne humidité; il est absent des savanes sèches à épineux; dans les savanes ouvertes, une certaine densité d'arbustes et de buissons est nécessaire à Rh.appendiculatus, jointe à l'existence d'un tapis graminéen persistant en touffes denses; les prairies de montagnes constituent donc en général un habitat qui fournit le microclimat le plus approprié à l'espèce.

Certaines régions de forte pluviosité (telle la steppe de l'Usukuma) sont impropres, en raison de la surpopulation et du surpâturage qui ont transformé la savane à graminées en steppe de friche (vallée de la Ruaka, au sud de Dodoma); cet équilibre entre les formations originelles et les formations dégradées est en relation directe avec l'épizootologie de la theilériose. Lorsque l'importance du bétail s'accroît numériquement, la couverture graminéenne en raison de la surpâturage n'est plus favorable à Rh.appendiculatus et la maladie disparaît; l'accroissement ultérieur du troupeau parviendra à entraîner l'érosion du sol. Lorsque le bétail est peu nombreux, la population de tiques diminue par faute d'hôtes et le tapis graminéen présente son développement optimal; si la maladie est réintroduite, elle bénéficie de toutes les conditions favorables en ce qui concerne son vecteur; il peut s'en suivre un exode des éleveurs et la création de zones d'excellents pâturages vides de bétail, comme la région côtière de Tanzanie.

Le bétail peut également être rare du fait de l'existence de diverses trypanosomoses; parallèlement à l'évolution des pâturages, on observe une alternance, étendue sur de longues périodes de plusieurs dizaines d'années, entre les enzooties de theilérioses et celles qui sont dues aux trypanosomes. Lors de l'extension de l'élevage pastoral en Afrique orientale, concurremment à l'agriculture, les zones à glossines ont reculé et la theilériose est apparue; depuis l'abandon des cultures, les trypanosomes reprennent le dessus et les éleveurs s'éloignent (HORNBY, 1935, 9).

Climatologie

En Afrique australe, la pluviosité joue un rôle limitant dans la distribution de Rh.appendiculatus, soit par sa valeur absolue, soit par sa répartition au cours de l'année; la tique se maintient à partir de 375 mm annuels (15 inches) (d'après la carte, il conviendrait plutôt d'établir la limite inférieure aux environs de 20-25 inches (500-625 mm), compte tenu du fait que la population du maquis du Cap est peut-être spécifiquement différente); ces précipitations correspondent à 5 mois pluvieux en printemps-été austral, de novembre à mars. Du point de vue de la température, Rh.appendiculatus est rare ou absent dans les régions à plus de 30 jours de gel par an, ce qui correspond au high veld ou au middle veld. La distribution correspond à des régions de faible altitude jusqu'à des hauteurs de 4.000 pieds (1.200 m), sur les Limpopo Highlands (où il n'y a ni gel, ni évolution saisonnière de la végétation favorable); ailleurs, il se raréfie lorsque la savane à broussailles passe à la prairie ouverte à mixed grass ou à short grass (THEILER, 1949, 269).

Dans le maquis du Cap, les populations voisines de Rh.appendiculatus et rattachées à Rh.nitens subissent un climat à pluies d'hiver austral de 15 à plus de 30 inches par an (375-750 mm) (THEILER, 1949, 269; 1962 : 102).

En Afrique orientale, le minimum nécessaire à l'existence de Rh.appendiculatus est de 20 inches de pluies annuelles (500 mm) (WILEY, 1953, 1-6).

En Tanzanie, la tique est rare entre les isohyètes des 375 et 500 mm annuels (15-20 inches); elle est répandue irrégulièrement et localisée, même si les zones infestées sont étendues, entre 500 et 1.000 mm (20-40 inches); par plus de 1.000 mm, Rh.appendiculatus existe partout où il y a du bétail et présente alors les taux d'infestation les plus élevés; le facteur le plus important n'est pas tellement la pluviosité annuelle totale que le nombre des jours pluvieux ou simplement à ciel ouvert (YEOMAN & WALKER, 1967 : 113).

Le froid est néfaste à l'espèce. Les femelles soumises pendant 8-9 jours à 1-4°C pondent après retour à 24-27°C, mais beaucoup d'oeufs meurent et la plupart des larves issues succombent; les oeufs exposés 6 heures à 1-4°C éclosent après retour à température normale; dans les mêmes conditions les larves meurent (MULLIGAN, 1938, 1-121).

Toute l'aire habitée par Rh.appendiculatus présente de fortes pluviosités, supérieures dans la plupart des cas, à 1.000 mm annuels répartis sur plus de 6 mois; quand les pluviosités sont inférieures (de 500 à 1.000 mm), le nombre des mois pluvieux est relativement important, comparé à l'importance des précipitations; de toute façon l'altitude régularise l'évaporation et assure le maintien de l'espèce, alors qu'en plaine, avec les mêmes pluviosités, les variations du microclimat interdiraient toute survie (cf. le chapitre précédent sur l'habitat), à la surface du tapis graminéen.

RHIPICEPHALUS (HYPERASPIDION) ARMATUS Pocock, 1900; Pomerancev, 1936

(carte n°34)

Les seuls hôtes connus pour les adultes de Rh.armatus, d'après un petit nombre de références, sont le lion, la panthère et le guépard, plus une récolte sur phacochère; des adultes ont été également trouvés dans le terrier d'un rongeur. Il n'est pas possible d'en déduire si les grands carnivores ont rencontré la tique sur la végétation ou dans une situation cachée : dans un fourré, une grotte ou un terrier de grandes dimensions comme celui d'une oryctérope. De toute façon, plutôt qu'une exophilie vraie, il semble plus logique de supposer un microhabitat analogue à celui de Haemaphysalis leachi, puisque Rh.armatus semble surtout parasiter les carnivores, dans des fourrés ou des broussailles épaisses.

Habitat

Rh.armatus est entièrement représentatif des steppes arides d'Afrique orientale c'est-à-dire des steppes boisées xérophytes somaliennes et masai.

Climatologie

L'ensemble de l'habitat de Rh.armatus est du type sec; les pluviosités s'y étagent de 250 à 750 mm par an; il est possible que les exigences de l'espèce vis-à-vis de l'humidité au sol ou dans la végétation ne soient satisfaites que dans des conditions particulières plus favorables au milieu de la zone de pluviosité indiquée ci-dessus.

RHIPICEPHALUS ARNOLDI G.Theiler & Zumpt, 1950

(carte n°50)

Rh.arnoldi est une espèce peu fréquente, du groupe de Rh.pravus. Ses adultes semblent associés très étroitement aux léporides, tandis que les stades préimaginaux infestent les léporides et les rongeurs Myomorphes.

Sa distribution correspond aux savanes tropicales du Transvaal, aux prairies d'altitude du middle veld et au faux Karroo. Les références du Sudan pourraient en fait concerner une autre espèce.

D'après les affinités d'hôtes, les adultes de Rh.arnoldi semblent exophiles, mais leur niveau d'activité se place vraisemblablement au sol ou dans les fourrés qui servent de gîtes aux lièvres. Les préimagos sont exophiles sur les lièvres ou endophiles sur les rongeurs myomorphes, selon les disponibilités d'hôtes; il s'agirait donc d'une tendance intermédiaire analogue, par exemple, à la cryptophilie de Haemaphysalis leachi, chez qui les immatures manifestent la même indécision.

Climatologie

Le faux Karroo est une steppe et reçoit de 10 à 15 inches de pluies annuelles (250-375 mm); le middle veld et la savane boisée sont plus humides (500-750 mm annuels).

Les localités où a été trouvée l'espèce au sud du Sudan présentent une pluviosité annuelle de 1.000 à 1.500 mm.

Dans l'état actuel des connaissances sur Rh.arnoldi, en re ar d du très petit nombre des observations, tous ces résultats semblent difficiles à harmoniser.

RHIPICEPHALUS AURANTIACUS Neumann, 1907

(carte n°38)

Il s'agit avec Rh.aurantiacus d'une espèce méconnue, habituellement considérée comme synonyme de Rh.ziemanni. Or la morphologie permet de séparer aisément les espèces, dans les deux sexes. La biologie est également différente.

Certaines références de Rh.kochi = Rh.jeanneli dans le bassin du Congo, dans des zones très différentes des communautés de montagne caractéristiques de l'espèce, doivent pouvoir être interprétées comme Rh.aurantiacus.

Les adultes de Rh.aurantiacus sont trouvés le plus fréquemment sur le buffle nain de forêt; dans les autres cas il s'agit le plus souvent d'ongulés de marécages ou de formations végétales très denses dans la forêt comme le potamochère et le bongo; parfois sur carnivores; il n'est pas cité sur céphalophes.

L'aire d'extension de Rh.aurantiacus intéresse la forêt équatoriale ombrophile, comme dans le cas de Rh.ziemanni; mais à la différence de ce dernier, Rh.aurantiacus pénètre très peu dans les savanes subéquatoriales.

La différence doit surtout résider dans le microhabitat, qui, corrélativement à la nature de ses hôtes, doit se situer aux abords des cours d'eau ou des marécages. Rh.ziemanni de son côté semble plutôt associé à la couche végétale basse sur sol ferme.

RHIPICEPHALUS BEQUAERTI Zumpt, 1950

(carte n°41)

Rh.bequaerti est une espèce à distribution très limitée dans les massifs montagneux d'Afrique orientale (Kivu, Rwanda, Kenya, Sudan, Kilimandjaro). Son habitat est restreint aux communautés de montagne d'Afrique intertropicale, au-dessus de 1.500-2.000 m. Cet habitat est très comparable à celui de Rh.jeanneli. Les hôtes connus sont le boeuf et le buffle.

En Tanzanie, c'est aussi dans les communautés de montagne du Kilimandjaro que vit Rh.bequaerti, vers 1.500 m (5.000 ft), mais également sur lalisière des steppes masai et des prairies de montagne (YEOMAN & WALKER, 1967 : 115).

Comme les autres espèces d'altitude d'Afrique, Rh.bequaerti exige certainement un climat régulier, à forte hygrométrie et température relativement fraîche. Sur son aire d'extension, les pluviosités annuelles dépassent 1.500 mm, répartis sur presque toute l'année.

Les chiffres indiqués pour la Tanzanie vont de 1.250 à 1.500 mm annuels (50-60 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 115).

RHIPICEPHALUS BOUETI Morel, 1957

(carte n°45)

Seuls les adultes de Rh.boueti sont connus, spécifiques du daman Procavia ruficeps en Afrique occidentale et centrale. Les quelques récoltes de l'espèce se placent dans les savanes subéquatoriales guinéennes et dans les savanes tropicales nord-soudaniennes.

Rh.boueti est spécifique des damans et habite leur gîte, constitué par des galeries, sous les chaos rocheux, ou dans de petites grottes. Tous les stades sont vraisemblablement endophiles. Cette situation les isole des conditions extérieures et explique les possibilités d'existence dans des zones relativement différentes telles que les savanes guinéennes ou les savanes nord-soudaniennes.

La climatologie générale des zones d'habitat est un facteur évidemment moins important pour Rh.boueti que pour une espèce exophile. Les pluviosités enregistrées dans les régions de récoltes vont de 750 à 1.100 mm par an; de ce point de vue d'ailleurs les données sont moins dissemblables qu'il pourrait paraître par la seule comparaison des zones d'habitat d'une manière générale; les savanes du sud du Dahomey, en effet, sont beaucoup moins humides que le reste des savanes guinéennes. Seules des récoltes supplémentaires permettront de préciser les exigences microclimatiques de l'espèce.

RHIPICEPHALUS (DIGINEUS) BURSA Canestrini & Fanzago, 1877

(carte n°33)

Rh.bursa, de distribution paléarctique mésogéenne, est très proche morphologiquement et biologiquement de Rh.evertsi. Compte tenu de l'origine asiatique probable des Rhipicephalus, l'espèce éthiopienne dérive naturellement de l'espèce paléarctique.

Le cycle diphasique exophile et les préférences d'hôte monotropes sont identiques au type évolutif de Rh.evertsi.

RHIPICEPHALUS CAMELOPARDALIS Walker et Wiley, 1959

(carte n°50)

Cette espèce, proche de Rh.muehlensi, fait partie du groupe de Rh.appendiculatus. Les adultes semblent spécifiques de la girafe d'Afrique orientale. Rh.camelopardalis n'a été trouvé que dans les steppes xérophytes masai du Kenya et de Tanzanie.

RHIPICEPHALUS CAPENSIS Koch, 1844

(carte n°40)

Sous le terme de Rh.capensis sont confondues vraisemblablement plusieurs populations qui accéderont au statut d'espèces ou de sous-espèces après une révision méthodique de toutes les récoltes. Pour le moment, THEILER (1962 : 108) distingue plusieurs "types" morphologiques qui se répartissent suivant des secteurs précis d'Afrique australe; ces "types" coïncident également avec les zones phytoclimatiques.

Dans le complexe de Rh.capensis, les cycles sont diphasiques ditropes. Les hôtes des adultes sont les ongulés, les carnivores et les léporides; ceux des stades préimaginaux, les rongeurs Myomorphes et les insectivores Macroscelididae.

Habitat

Rh.capensis sensu stricto a son habitat typique en Afrique australe dans le maquis du Cap, le Karroo, le faux Karroo, le Karroo côtier, le désert à végétation succulente du Namaqualand; il disparaît aux limites des steppes du Kalahari d'une part, et dans la végétation d'altitude ou côtière du Natal et de l'Orange d'autre part; dans les deux cas il est remplacé par des formes voisines (THEILER, 1950, 7; 1962 : 107).

Microhabitat

Les adultes sont exophiles et se tiennent dans le tapis herbacé; les préimagos sont endophiles et habitent les terriers de petits rongeurs.

Climatologie

D'après la distribution de Rh.capensis sensu stricto en Afrique australe, on constate que l'espèce est établie dans des régions recevant de 5 à 20 inches de pluies annuelles (125-500 mm) et subissent de 30 à 90 jours de gel par an; cette particularité renforce la supposition que les populations du low veld, plus hygrophiles, représentent une forme voisine; dans le Karroo, les pluies tombent de novembre à mars; à l'ouest du maquis du Cap, de mai à août, pendant l'hiver austral; sur la côte sud du maquis du Cap, les pluies sont réparties sur toute l'année (THEILER, 1950, 7; 1962 : 107).

RHIPICEPHALUS CAPENSIS sensu lato (type est)

Rh.capensis sensu lato (type est) est présent dans la prairie d'altitude du low veld à hautes graminées (que ce soit du pâturage rude ou sour veld, ou du pâturage tendre ou sweet veld); il semble en général préférer les espaces ouverts (prairies, savanes boisées), plutôt que les forêts claires (THEILER, 1950, 7; 1962 : 107).

Les Rh.capensis du Transvaal doivent vraisemblablement être rattachés à ceux du type est.

Habitat

Au Malawi, où domine la savane boisée rhodésienne, Rh.capensis s.l. est surtout répandu dans les formations à Acacia-Combretum, plus ouvertes et où sont situées les zones de culture et les pâtures des bovins en saison sèche (WILSON, 1946, 118).

Les affinités écologiques entre les savanes rhodésiennes et l'est de l'Afrique du sud, ainsi que la communauté de faune en ce qui concerne beaucoup d'espèces de tiques à l'identité bien définie, semblent autoriser un rapprochement provisoire entre les Rhipicephalus du groupe capensis de ces deux régions.

Climatologie

En Afrique australe, la distribution des Rh.capensis sensu lato du Natal et du Transvaal correspond à des zones de pluviosité de 25 à 30 inches annuelles (625-750 mm) de novembre à mars, et subissant moins de 30 jours de gel par an (THEILER, 1950, 7; 1962 : 107).

En Zambie, en Rhodésie, au Malawi et au nord du Mozambique, la pluviosité présente des valeurs analogues, de 500 à 1.000 mm de pluies annuelles, sous un climat typiquement tropical.

RHIPICEPHALUS CAPENSIS sensu lato (type ouest)

Selon THEILER (1962 : 107), les Rh.capensis sensu lato du Botswana, de l'Angola et de la Namibie constituent des populations différentes de la forme typique. Du point de vue écologique, cette distribution est également très caractérisée en ce qui concerne les rapports avec les formations végétales. Ce Rh.capensis sensu lato (type ouest) correspond aux savanes boisées tropicales australes typiques ou à mopané, ainsi qu'à la zone occidentale des steppes boisées xérophytes australes. Cette région correspond entièrement au sud du plateau angolien.

Sur l'aire de distribution de Rh.capensis sensu lato (type ouest), les pluviosités s'étagent de 500 à 1.000 mm annuels; il s'agit de régions d'altitude supérieure à 1.000 m.

RHIPICEPHALUS CARNIVORALIS Walker, 1966

(carte n°49)

Rh.carnivoralis, espèce très proche de Rh.appendiculatus, est associé aux carnivores (lion, panthère, hyènes) dans les communautés de montagne des massifs du Kenya, du Kilimandjaro et des Southern Highlands (WALKER, 1966, 1-12; YEOMAN & WALKER, 1967 : 171).

RHIPICEPHALUS CLIFFORDI Morel, 1965

(carte n°42)

Rh.cliffordi est spécifique du buffle nain Syncerus caffer nanus au stade adulte. Les hôtes des stades préimaginaux ne sont pas connus. Il est morphologiquement proche de Rh.longus parasite des ongulés de savanes dans les zones où vit Rh.cliffordi; il est le vicariant occidental de Rh.compositus des buffles d'Afrique orientale. Il peut passer sur le potamo-chère.

Habitat

La distribution de Rh.cliffordi coïncide avec celle de Rh.longus en Afrique centrale; d'autre part Rh.cliffordi se retrouve dans les savanes guinéennes, d'où Rh.longus est absent. Suivant les zones, il est associé à Amblyomma splendidum ou à A.astrion.

Son habitat est constitué fondamentalement par la forêt ombrophile équatoriale, domaine du buffle nain; de là il se retrouve dans les galeries riveraines de cours d'eau ou de marécages dans les savanes voisines : savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes, congolaises, ouest des savanes équatoriales orientales d'altitude (MOREL, 1965, 637).

Microhabitat

Les adultes de cette espèce sont exophiles. Ils sont associés à la végétation dense et aux fourrés des abords des cours d'eau et des marécages; ses zones sont les parcours habituels des buffles, qui constituent l'hôte le plus souvent infesté, vraisemblablement en raison de cette analogie écologique. De ce fait la différence est notable avec le microhabitat de Rh.longus, qui se situe dans le tapis herbacé ou graminéen de savanes boisées ouvertes plus ou moins denses. De ce point de vue les deux

espèces sont donc très dissemblables et le phénomène se traduit également par la nature des hôtes disponibles dans chacun des microhabitats considérés; Rh.longus est un parasite des antilopes des savanes; Rh.cliffordi infeste le buffle et quelques ongulés qui fréquentent comme lui les marécages tel le potamochère; le cobe onctueux pourrait être aussi parasité. En comparant la situation de ces deux espèces par rapport au relief, Rh.longus est une espèce de pentes ou de plateaux, tandis que Rh.cliffordi est plus limité aux vallées et aux bas-fonds.

Il existe un parallélisme évident entre l'écologie générale de ces deux Rhipicephalus et celle de certains Amblyomma, parasites habituels des ongulés; Amblyomma variegatum se retrouve dans les formations ouvertes et sur les grands mammifères qui les habitent; Amblyomma splendidum et Amblyomma cohaerens, sur les buffles, et dans les zones de végétation denses et humides.

Cette différence explique que les bovins domestiques, dont les pâtures sont le plus souvent constituées par le tapis graminéen des savanes, soient habituellement infestés par Amblyomma variegatum et Rhipicephalus longus en Afrique centrale, alors que le parasitisme par Amblyomma splendidum ou Rhipicephalus cliffordi est, selon les régions, relativement rare ou exceptionnel.

Les stades préimaginaux sont endophiles et habitent les terriers de rongeurs, selon toute vraisemblance.

Climatologie

La pluviosité observée sur l'aire de distribution de Rh.cliffordi est supérieure à 1.250 mm par an, répartis sur plus de 6 mois; ce climat est donc subéquatorial ou équatorial. Les exigences hygrométriques particulières, supérieures à celles de la plupart des tiques des mêmes zones, sont satisfaites dans un microhabitat bien défini. Les conditions d'altitude ne sont pas nécessaires à son existence; Rh.cliffordi se retrouve aussi bien autour des lagunes de la forêt de Côte d'Ivoire, à proximité de la mer, que sur la dorsale oubangui-charienne, entre 500 et 1.000 m. Cette indifférence la distingue du véritable Rh.longus.

En plus des exemplaires observés personnellement, un certain nombre de références sous les noms de Rh.capensis, Rh.compositus, Rh.longus, sont interprétées comme des Rh.cliffordi en fonction de leur distribution et de leurs hôtes; ils sont représentés sur la carte cependant par un symbole distinct de celui de l'espèce authentique.

RHIPICEPHALUS COMPLANATUS Neumann, 1911

(carte n°44)

Les rapports systématiques entre Rh.complanatus et Rh.planus ne sont pas nettement établis, car si le premier est morphologiquement bien connu par un nombre de récoltes suffisant, le second n'est représenté qu'à quelques exemplaires. Beaucoup de caractères biologiques qu'ils ont également en commun permettraient peut-être de les rapprocher au plan subspécifique; peut-être représentent-ils au fond la même espèce, les différences ne consistant qu'en des variations morphologiques individuelles mal interprétées des exemplaires classés comme Rh.planus.

Le cycle évolutif de Rh.complanatus n'est pas connu. Il est vraisemblablement triphasique ditrope. Seul les adultes figurent dans les récoltes; l'hôte préférentiel est le potamochère en forêt, parfois le phacochère en bordure de la zone des savanes, ou l'hylochère; Rh.complanatus semble donc bien spécifique des Suidae de forêt. Les références sur d'autres hôtes sont rares. Une trouvaille dans un terrier de rongeur étaye la supposition du ditropisme.

Dans ces conditions, la spécificité vis-à-vis des Suidae de forêt se présente comme une spécificité écologique.

La distribution de Rh.complanatus n'intéresse que la forêt équatoriale dense humide d'Afrique et les îlots forestiers de la mosaïque forêt-savane; à la différence de Rh.ziemanni, mais comme Rh.aurantiacus, Rh.complanatus semble plus localisé et sa fréquence très élevée sur le potamochère, dans les conditions naturelles, indique une association, non pas avec le sous-bois ferme de la forêt, mais avec les régions marécageuses et les rives souvent inondées des cours d'eau; cette exigence est certainement analogue à celle de Amblyomma paulopunctatum qui est comme lui un parasite presque exclusif des porcins sauvages.

RHIPICEPHALUS COMPOSITUS Neumann, 1897

(carte n°42)

Rh.compositus est une espèce triphasique ditrope. Les stades préimaginaux en ont été quelquefois récoltés sur rongeurs Myomorphes. Ses adultes infestent principalement le buffle noir d'Afrique orientale, mais sont signalés sur de nombreux ongulés et carnivores. Il est très proche de Rh.cliffordi, qui le remplace en Afrique centro-occidentale; il est vraisemblablement associé fondamentalement au buffle et à son habitat lié aux végétations riveraines, mais sa relative fréquence sur d'autres grands mammifères, à la différence de ce qui se passe avec son vicariant d'Afrique occidentale, réside dans le fait que d'une part le buffle oriental n'est pas confiné à la forêt ou à la galerie riveraine comme le buffle nain, et que

d'autre part la configuration des paysages d'Afrique orientale oblige les mammifères de savanes et steppes à pénétrer dans la végétation riveraine des vallées et des bas-fonds.

Dans la distribution figurée sur carte, à côté des symboles de Rh.compositus indubitable, ont été placés, sous un autre signe, des Rhipicephalus représentant vraisemblablement Rh.compositus du fait de leur distribution et de leurs hôtes, et rapportés dans la littérature comme Rh. capensis.

Habitat

En Afrique orientale, Rh.compositus est distribué dans la zone caractéristique de l'association Amblyomma variegatum-Rhipicephalus appendiculatus, mais il est plus étroitement associé aux forêts claires d'altitude; son aire d'extension recouvre celle de Rh.jeanneli qui est cependant plus limitée (WILSON, 1953; 287, Rh.ayrei et Rh.kochi).

La distribution générale de Rh.capensis est confinée aux zones d'altitude d'Afrique orientale, depuis les montagnes du Kenya et de l'Uganda jusqu'aux massifs du Nyasa et de Rhodésie (THEILER, WALKER & WILEY, 1956, 83, Rh.ayrei).

En dehors des zones de hauteurs qui correspondent à son habitat normal, Rh.compositus se retrouve sur les ruminants sauvages en faible altitude, surtout en ce qui concerne les buffles qui descendent en saison sèche vers les fleuves (HOOGSTRAAL, 1956 :626).

En Tanzanie, Rh.compositus habite principalement les communautés de montagne entre 1.200 et 2.400 m (4.000-8.000 ft); il peut se retrouver localisé dans les savanes rhodésiennes sur les plateaux ou dans les savanes tropicales basses du Rufiji; les déplacements des hôtes expliquent ses récoltes dans les steppes masai; sa distribution est en partie comparable à celle de Rh.punctatus (YEOMAN & WALKER, 1967 : 119).

Les associations végétales caractéristiques de l'aire de distribution de Rh.compositus sont les savanes équatoriales victoriennes d'altitude, les communautés de montagne, les savanes subéquatoriales katangaises, les savanes subtropicales rhodésiennes et angoliennes (plus localisé dans ces dernières).

En conclusion, dans les formations de montagne et les savanes boisées équatoriales d'altitude, les probabilités d'appartenance de tels Rh.capensis sensu lato à l'espèce Rh.compositus sont très grandes et les seules confusions possibles mettent en jeu Rh.hurti; dans les savanes boisées tropicales du plateau rhodésien et angolien, ces Rh.capensis sensu lato

peuvent représenter partiellement Rh.compositus, conjointement à une autre espèce du groupe, dont le statut systématique exact n'est pas défini.

Microhabitat

Les adultes sont exophiles; les stades préimaginaux endophiles habitent les terriers des rongeurs Myomorphes.

Climatologie

La distribution de Rh.compositus correspond aux zones d'altitude d'Afrique orientale recevant de 1.000 à 2.000 mm de pluies annuelles; la saison pluvieuse y dure de 6 à 12 mois; c'est donc typiquement une espèce qui n'existe qu'en l'absence de saison sèche unique et prolongée; ce caractère est confirmé par la dynamique dans les régions non équatoriales.

Les observations en Tanzanie établissent la distribution de Rh.compositus entre les isohyètes des 750 et 1.500 mm annuels (30-60 inches), tandis que des populations marginales ou isolées existent à partir de 500 jusqu'à 2.250 mm (20-90 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 119).

RHIPICEPHALUS (HYPERASPIDION) CUSPIDATUS Neumann, 1906

(carte n°34)

Rh.cuspidatus, très proche morphologiquement de Rh.armatus qui est le type de Rhipicephalus (Hyperaspidion), correspond à la définition de ce sous-genre; il ne semble donc pas nécessaire de maintenir Rh.cuspidatus dans le sous-genre Rhipicephalinus Zumpt, 1950, créé uniquement pour le recevoir.

Les hôtes habituels de tous les stades de Rh.cuspidatus sont premièrement l'oryctérope, puis le phacochère et le porc-épic, enfin tous les vertébrés qui trouvent un refuge occasionnel dans le terrier de l'oryctérope : carnivores, petits ruminants, oiseaux terrestres (surtout infestés par les larves et les nymphes).

A la suite de nombreuses récoltes en Afrique occidentale, il semble bien que c'est au terrier de l'oryctérope qu'est liée la présence de Rh.cuspidatus, car il n'est pas possible d'affirmer une spécificité véritable de la tique par rapport à l'hôte du terrier. Il pourrait s'agir d'une

adaptation récente; de toute façon, Rh.cuspidatus n'habite que les savanes de l'Atlantique au Nil, tandis que l'oryctérope est présent dans toute l'Afrique éthiopienne et qu'il n'est associé à aucun autre Rhipicephalus dans les sous-régions orientale et australe. Il est vraisemblable que Rh.cuspidatus, comme les autres Hyperaspidion, est de différenciation pliocène; la souche ancestrale de ces espèces a disparu. Il est possible que Rh.cuspidatus soit l'exemple d'une tique déjà adaptée écologiquement en attente du développement de relations étroitement spécifiques avec le constructeur de son biotope. La situation paraît être analogue chez les autres Hyperaspidion.

D'après la composition des récoltes des divers stades, Rh.cuspidatus apparaît comme triphasique et monotrope endophile.

Habitat

Rh.cuspidatus peut être pris comme le type d'une tique représentative des savanes sahélo-soudaniennes; malgré sa grande fréquence sur le phacochère et l'oryctérope, qui correspond certainement à une spécificité originelle envers ce dernier, il est totalement absent d'Afrique orientale et d'Afrique australe malgré l'existence, dans ces deux régions, des deux hôtes cités; la limite de distribution de Rh.cuspidatus devrait être mise en rapport avec des populations différentes d'oryctéropes au niveau sub-spécifique ou avec des modifications du comportement. Les différences climatiques devraient passer au second plan, puisqu'il s'agit d'une tique de terrier.

L'habitat normal en Afrique occidentale se situe dans les steppes boisées xérophytes sahéliennes sud et dans les savanes boisées tropicales nord-soudaniennes; de part et d'autre de cette zone Rh.cuspidatus est moins abondant, dans la même mesure que l'oryctérope d'ailleurs, aussi bien au sahel nord que dans les savanes sud-soudaniennes; tiques et hôtes enfin semblent d'une grande rareté dans les savanes guinéennes et à mosaïque forêt-savane (quoiqu'ils y soient effectivement présents).

Microhabitat

Le microhabitat typique et spécifique de Rh.cuspidatus est constitué par le terrier de l'oryctérope d'Afrique occidentale. Ces galeries peuvent être très profondes mais les tiques se tiennent habituellement dans les premiers mètres proches de l'ouverture, sur le sol oblique ou horizontal, dans les mêmes portions de galeries où se réfugient les diverses espèces de Choeromyia (Diptères, Calliphoridae).

En fait le terrier de l'oryctérope sert de refuge à beaucoup d'autres mammifères, en premier lieu au phacochère et au porc-épic; cependant le séjour plus ou moins prolongé des mammifères des steppes et des savanes y est possible, que ce soient les hyènes, les chacals, les servals, etc. jusqu'aux oiseaux de mœurs terrestres comme les pintades; toutes les espèces citées qui seront passées par le terrier pourront présenter tel ou tel stade de Rh.cuspidatus.

Climatologie

Le maximum d'abondance de Rh.cuspidatus a lieu entre les isohyètes de 500 et de 1.000 mm de pluies annuelles réparties au plus sur 4 mois pluvieux; le microhabitat particulier permet à l'espèce de survivre dans des conditions moins favorables dans des régions plus sèches (350-500 mm de pluies annuelles) ou plus humides (1.000-1.250 mm de pluies).

RHIPICEPHALUS DISTINCTUS Bedford, 1932

(carte n°45)

Rh.distinctus est une espèce endophile spécifique des damans d'Afrique orientale et australe. Son cycle est triphasique monotrope endophile.

En Afrique australe, Rh.distinctus a été récolté dans le faux Karroo et le Karroo côtier, dans les savanes tropicales australes et les savanes tropicales du Transvaal, dans les prairies du middle veld, le maquis du Cap et dans les steppes xérophytes australes (Damara).

En Afrique orientale, les zones d'habitat correspondent à la bordure entre les savanes d'altitude et les steppes masai et à la savane subtropicale rhodésienne; cette diversité est en accord avec les particularités du gîte, qui soustrait la tique aux influences du climat général de la zone et en régularise les excès.

Les observations en Tanzanie confirment l'association de Rh.distinctus avec les savanes rhodésiennes et les steppes de l'Usukuma, à des altitudes de 950-1.500 m (3.500-5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 121).

Le microhabitat de Rh.distinctus est constitué par les abris des damans dans les galeries sous chaos rocheux.

Climatologie

L'aire d'extension de Rh.distinctus présente un climat sec ou relativement sec; les pluviosités s'y échelonnent de 250 à 1.000 mm par an; dans les régions les plus arrosées, il existe toujours une longue saison sèche. Ces valeurs correspondent à celles observées en Tanzanie : 500-750 mm annuels (20-30 inches), sauf une localité proche des communautés de montagne à 1.250-1.500 mm (50-60 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 121).

RHIPICEPHALUS DUTTONI Neumann, 1907

(carte n°48)

Rh.duttoni appartient au groupe de Rh.appendiculatus; il remplace complètement celui-ci dans les savanes subéquatoriales angoliennes. Les mouvements du bétail peuvent amener l'espèce dans les zones voisines, notamment dans la région située entre la retombée du plateau angolien et la côte atlantique, dans les savanes subéquatoriales congolaises, les savanes subtropicales angoliennes et les savanes tropicales australes de l'Ovambo.

Le rôle vicariant de Rh.duttoni est entièrement comparable à celui de Rh.evertsi mimeticus et se situe dans le même secteur angolien.

Tous les stades de Rh.duttoni sont exophiles; le monotropisme de l'espèce les pousse vers les ongulés et les carnivores.

L'aire de distribution de Rh.duttoni présente dans la plupart des points une pluviosité supérieure à 1.000 mm annuels, répartis sur plus de 6 mois. L'altitude de cette aire d'extension est plus basse que celle de Rh.appendiculatus, et la pluviométrie y est moindre.

RHIPICEPHALUS DUX Doenitz, 1910

(carte n°51)

Rh.dux est une espèce ornée d'émail appartenant vraisemblablement au groupe de Rh.sinus. Il est spécifique de l'éléphant dans le bloc congolais de la forêt ombrophile équatoriale et dans les savanes voisines, équatoriales d'altitude, avec extension marginale aux communautés de montagne du Kivu-Rwanda, savanes subéquatoriales angoliennes et katangaises.

Curieusement, la distribution de Rh.dux ne coïncide qu'avec une partie de celle de l'éléphant et de son parasite régulier Amblyomma tholloni; elle ne coïncide également qu'avec le secteur congolais de l'aire d'extension d'Amblyocentor circumguttatus, lui-même restreint aux deux blocs de la

forêt équatoriale et aux savanes attenantes. Il faut d'ailleurs préciser qu'à l'intérieur même du bloc congolais, Rh.dux semble absent du secteur camerounais-gabonais. Cette distribution exclusive dans le bloc forestier congolais est peut être liée aux différences d'altitude entre ce bloc et le bloc guinéen; celui-ci ne s'élève guère au-dessus de 200 m, tandis que le premier s'étage entre 500 et 1.000 m à la périphérie du bassin du Congo.

RHIPICEPHALUS (DIGINEUS) EVERTSI EVERTSI Neumann, 1897; Pomerancev, 1936
(carte n°33)

Rh.e.evertsi est le plus représentatif des Rhipicephalus du sous-genre Digineus Pomerancev, 1936 en Afrique éthiopienne, au même titre que Rh.(Digineus) bursa Canestrini & Fanzago, 1877 d'Eurasie mésogéenne et d'Afrique méditerranéenne.

Les Digineus diffèrent des Rhipicephalus sensu stricto par des particularités morphologiques qui les rapprochent des Hyalomma (soies ventro-palpales, yeux hémisphériques), ce qui peut être interprété comme un indice de parenté phylogénétique (il s'agirait d'une lignée intermédiaire entre les Rhipicephalus et les Hyalomma, issue de leur ancêtre commun; les soies ventro-palpales sont lisses comme celles des Hyalomma) ou comme une évolution convergente de caractères adaptatifs (Digineus et Hyalomma ont des yeux hémisphériques).

La distribution actuelle des Digineus permet de supposer que c'est dans les steppes du Proche-Orient qu'a dû se différencier le sous-genre, exactement dans les mêmes conditions climatiques que les Hyalomma, mais vraisemblablement à une époque postérieure. Curieusement, s'il est plus proche morphologiquement de l'ancêtre commun aux Rhipicephalus et Hyalomma que les représentants actuels de ces deux genres, il a davantage évolué dans sa biologie, car il se trouve que Digineus regroupe tous les Rhipicephalus de cycle parasitaire diphasique. Ce ne peut être un hasard. Les zones arides du Proche-Orient étaient peu favorables à la survie des stades immatures au cours de trois recherches d'hôtes, qui se trouvaient être précisément dans ces régions des ongulés rapides tels que les ânes, moutons et chèvres sauvages; le raccourcissement du cycle de triphasique en diphasique a été une facilitation qui a rendu possible cette survie.

En ce qui concerne l'Afrique éthiopienne, il semble que la distribution primitive de Rh.e.evertsi soit liée aux steppes et savanes sèches de semi-altitude, en association avec les zèbres et les ruminants; Rh.e.evertsi est un parasite habituel des ongulés sauvages de l'Ethiopie au Cap.

Or il est remarquable que jamais Rh.e.evertsi n'a été récolté sur animaux sauvages à l'ouest du Nil jusqu'à l'Atlantique, c'est-à-dire dans la sous-région centro-occidentale. Les savanes soudaniennes et les steppes

sahéliennes y atteignent rarement 500 m d'altitude. Si Rh.e.evertsi ne s'y rencontre que sur le bétail, tous ces faits laissent supposer qu'il s'agit donc d'une espèce introduite; cette introduction peut logiquement être mise en relation avec les migrations humaines antéhistoriques qui ont amené les zébus peul à longues cornes en Afrique occidentale, à partir du haut Nil. C'est la conclusion qui ressort également de l'étude de la distribution de Boophilus decoloratus. Il se trouve que dans les deux cas la réduction du nombre des phases parasitaires s'accompagne de l'allongement du temps de séjour sur l'hôte, de la première phase pour Rh.e.evertsi, de l'unique phase pour les Boophilus : ce sont des circonstances éminemment favorables pour le transport à distance de tiques qui ne sont plus tributaires du passage occasionnel d'hôtes sauvages, mais peuvent réaliser la phase libre de leur cycle sur les lieux même où vit le bétail.

Rh.e.evertsi est monotrope; il se retrouve donc sur tous les ongulés domestiques et sauvages sur son aire de distribution naturelle; il est moins fréquent sur les carnivores, les primates et les léporides, surtout infestés par les stades préimaginaux; les insectivores Macroscelididae, les damans et les rongeurs Myomorphes sont occasionnellement parasités par les préimagos. Il est associé au bétail aussi bien en Afrique oriento-aus-trale qu'en Afrique centro-occidentale, où les ongulés domestiques sont certainement à l'origine de son introduction.

Habitat

En Afrique australe, Rh.e.evertsi est présent dans la forêt-savane côtière (bush and subtropical forest), le maquis du Cap, la forêt tempérée d'altitude du Knysna, la savane boisée à épineux (tree and thorn forest), la savane boisée à brousse (tree and bush veld), la steppe à épineux (thorn country), toutes les prairies d'altitude (low veld, high veld, middle veld), le faux Karroo et le Karroo côtier; il est par contre absent du Karroo vrai et du Namaqualand à végétation succulente (THEILER, 1950, 33).

En Tanzanie également, Rh.e.evertsi existe dans toutes les zones phytogéographiques; il semble cependant plus rare dans les communautés de montagne, ou absent de certains secteurs des steppes xérophytes, des savanes rhodésiennes ou des savanes tropicales basses du Rufiji (YEOMAN & WALKER, 1967 : 125).

En Afrique orientale, Rh.e.evertsi présente un habitat moins limité que les espèces qui l'accompagnent, car il se retrouve aussi bien sur le domaine de l'association Amblyomma gemma - Rhipicephalus pravus (steppes boisées xérophytes somaliennes et masai), que dans celui de Amblyomma variegatum - Rhipicephalus appendiculatus (savanes boisées subéquatoriales d'altitude); d'un point de vue général, il existe en petit nombre dans ces deux zones et n'est dominant que sur des aires très restreintes dans les steppes masai (où il est l'agent d'épizooties sporadiques de theilérioses facilement maîtrisées, là où Rh.appendiculatus est absent);

Rh.e.evertsi n'existe pas dans les régions humides de Tanzanie et du Malawi (WILSON, 1953, 287).

Au Kenya, Rh.e.evertsi semble très adaptable, car on le trouve partout, aussi bien dans les steppes sèches du nord-est que dans les savanes, la végétation côtière ou les forêts claires d'altitude au-dessus de 8.000 pieds (2.400 m) (WILEY, 1953, 1-6).

Au Sudan, Rh.e.evertsi est absent des zones arides, mais commun dans les steppes et les savanes boisées (HOOGSTRAAL, 1956 : 651). En Afrique occidentale, les références de l'espèce se placent dans les savanes boisées tropicales nord-soudaniennes et les savanes boisées subtropicales sud-soudaniennes; à l'ouest du lac Tchad, les récoltes sont relativement rares, et de toute façon, ne mettent pas en cause les ruminants sauvages; il semble que dans ces savanes, Rh.e.evertsi soit une espèce introduite.

En Ethiopie, Rh.e.evertsi est présent dans la savane boisée tropicale à Oxytenanthera et dans les forêts éthiopiennes.

D'autre part, il se présente en populations localisées dans les savanes boisées subtropicales rhodésiennes.

Au total, Rh.e.evertsi semble fondamentalement associé aux savanes tropicales orientales et australes, aux savanes subtropicales rhodésiennes, aux steppes masai, du Kalahari et du Karroo; il a pénétré dans les formations voisines transporté par le bétail. En Afrique occidentale, il infeste le bétail dans les steppes sud-sahéliennes et les savanes nord et sud-soudaniennes et son extension correspond à celle du zébu.

Il est absent des savanes de l'Angola et de la Namibie, remplacé par Rh.evertsi mimeticus.

Microhabitat

Le comportement des phases libres a été observé en Zambie par GRAY (1961,25).

Si les femelles détachées ne se trouvent pas immédiatement en milieu favorable, elles se déplacent à la recherche d'un tel gîte et peuvent parcourir jusqu'à 12 m au sol, à partir du point de chute initial.

Les gîtes de ponte sont situés à la base des touffes d'herbe ou à 1-2 cm de profondeur, dans la terre elle-même; l'herbe ne doit être ni trop dense, ni trop clairsemée.

Après l'éclosion, les larves demeurent groupées de 4 à 20 jours au niveau du sol, puis montent sur la végétation et s'arrêtent sur le bord des feuilles ou à leur extrémité; ces phases d'affût sont suivies de phases de repos, où les larves se regroupent à la phase inférieure des feuilles, sous la courbure, près de l'extrémité ou de la base, dans le cas des feuilles horizontales au niveau de l'angle entre la feuille et la tige, si les tiges et les feuilles sont verticales, généralement sous le vent; les larves ne retournent pas au sol; en cas de sécheresse les larves gagnent la zone axillaire, les feuilles enroulées, l'inflorescence ou le creux de la tige; au total les larves peuvent demeurer sur la végétation jusqu'à 175 jours, de mars à septembre; c'est la rosée qui leur permet de compenser le déficit en eau. L'excès de rosée les immobilise à la surface des feuilles; elles ne réagissent plus aux divers stimuli thermiques et mécaniques; elles sont immédiatement actives après l'évaporation.

Le microclimat des tapis graminéens courts (du type Sporobolus) est moins favorable que celui des tapis à graminées hautes (du type Hyparrhenia), car les variations de la température et de l'humidité relative y sont plus grandes.

La température de 52°C constitue un seuil critique pour la survie de la femelle gorgée exposée au soleil sur le sol.

Climatologie

Rh.e.evertsi est une espèce typiquement tropicale; elle n'existe que dans les régions présentant une saison sèche, même si la pluviométrie annuelle est relativement importante (savanes sud-soudaniennes ou rhodésiennes); son type évolutif, d'autre part, diphasique et monotrope, qui supprime une phase libre (pupaison nymphale), la rend moins dépendante du climat général de la zone.

Rh.e.evertsi n'est rencontré qu'en quelques occasions dans les zones équatoriales; il s'agit presque toujours de parasitisme sur les animaux domestiques.

L'aire de distribution de l'espèce se situe entre les isohyètes de 400 et 1.000 mm de pluies annuelles.

En Afrique australe, le niveau critique de la pluviométrie, qui semble limitant vis-à-vis de Rh.e.evertsi, est situé aux alentours des 10-15 inches de pluies annuelles (250-375 mm); au-dessus de cette valeur, la couverture végétale la plus favorable est difficile à définir; dans les régions situées à la limite pluviométrique, la sécheresse prolongée pendant certaines saisons rend impossible la survie de l'espèce; dans les zones de distribution normales, l'absence de rythme saisonnier semble montrer que les larves sont aussi résistantes que les adultes aux variations climatiques (THEILER, 1950, 33).

En Tanzanie, la distribution de Rh.e.evertsi indique que les fortes pluviosités lui sont défavorables; la majorité des récoltes correspond à des précipitations de 375-1.000 mm annuels (15-40 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 125).

RHIPICEPHALUS (DIGINEUS) EVERTSI MIMETICUS Doenitz, 1910

(carte n°33)

Rh.e.mimeticus présente le même cycle diphasique et les mêmes préférences d'hôte que la sous-espèce typique Rh.e.evertsi, qu'il remplace en Angola et en Namibie.

Sa distribution correspond aux savanes subéquatoriales angolaises, aux savanes tropicales australes de l'Ovambo et aux steppes du Damara (ouest du Kalahari); il est également présent dans les savanes subéquatoriales congolaises, mais il doit s'agir d'importation sur du bétail de l'Angola.

L'aire de distribution de Rh.evertsi mimeticus se situe pour la plus grande part en altitude, au-dessus de 1.000 m, sur le plateau angolais; la pluviométrie y est très variable, dépassant les 1.000 mm annuels au nord, s'abaissant jusqu'à 250 mm annuels au sud; il s'agit cependant d'un climat typiquement subtropical, avec une longue saison sèche; aux limites inférieures et supérieures de pluviométrie, le maintien de la sous-espèce est certainement en rapport avec le parasitisme sur les animaux domestiques.

RHIPICEPHALUS FOLLIS Doenitz, 1910

(carte n°44)

Rh.follis est une espèce rare connue seulement sur boeuf dans les prairies d'altitude du high veld et dans le Karroo côtier à la limite avec le low veld; cette zone de passage constitue le Fish river bush, caractéristique également de Haemaphysalis silacea; on ne sait pas si Rh.follis est associé au tapis graminéen des plateaux ou à la steppe buissonnante (brockenveld) des vallées. La région considérée reçoit 500-625 mm de pluies annuelles (20-25 inches).

RHIPICEPHALUS GERTRUDAE Feldman-Muhsam, 1960

(carte n°42)

Rh.gertrudae fait partie du complexe d'espèces voisines de Rh.capensis; les connaissances relatives à sa biologie et à sa distribution sont très pauvres, du fait que son individualité n'a été reconnue que récemment. Il se confond peut-être avec le Rh.capensis sensu lato type ouest de THEILER (1962 : 107).

Les quelques références de Rh.gertrudae se placent dans le maquis du Cap et dans le Karroo à végétation succulente du Namaqualand.

RHIPICEPHALUS (DIGINEUS) GLABROSCUTATUS Du Toit, 1941

(carte n°33)

Rh.glabroscutatus est de cycle diphasique et de morphologie conforme à celle du sous-genre Digineus. Ses hôtes sont des ruminants : koudou, raphicère, mouton et chèvre.

Les points de récolte connus se situent au sud du faux Karroo et dans le Karroo côtier, avec quelques références du sud du Karroo vrai et du maquis du Cap.

L'espèce est nettement xérophile; son aire de distribution reçoit en général 250-375 mm de pluies annuelles, avec des valeurs extrêmes de 125 à 500 mm (10-15, 5-20 inches).

RHIPICEPHALUS GUILHONI Morel & Vassiliades, 1963

(carte n°37)

La distribution indiquée sur carte pour cette espèce est fondée sur l'examen personnel de la plus grande part des exemplaires; à cet ensemble peuvent être adjoints des Rh.guilhoni correspondant à des références de Rh.sanguineus sensu lato sauvages du Sudan, dans le prolongement des savanes soudaniennes et des steppes sahéliennes jusqu'au Nil.

En ce qui concerne les savanes soudaniennes, il est cependant plus difficile d'interpréter les données de la littérature sur les espèces du groupe de Rh.sanguineus d'Afrique centro-occidentale, car s'y trouvent en présence Rh.guilhoni et Rh.sulcatus, même si leurs habitats particuliers sont différents.

Rh.guilhoni présente un cycle triphasique ditrope. Ses stades préimaginaux sont connus de rongeurs Myomorphes et Sciurormorphes; ses adultes, d'un très grand nombre d'ongulés, carnivores, léporides, hérissons, parfois sur oiseaux; ils sont également abondants sur le bétail.

Il est possible qu'un certain nombre de Rh.sanguineus sensu lato sauvages des steppes somalo-masai représentent un vicariant oriental de Rh.guilhoni centro-occidental. En effet, quelques récoltes d'un Rhipicephalus en cours d'étude, vraisemblablement nouveau (Rhipicephalus sp. n°2) provenant des steppes orientales de l'Uganda, et appartenant au groupe de Rh.sanguineus, pourraient constituer ce vicariant somalo-masai; ce fait cependant devra être vérifié par l'examen d'exemplaires supplémentaires du Kenya, de Tanzanie ou du Somali.

Habitat

Rh.guilhoni est le représentant naturel des espèces du groupe de Rh.sanguineus dans les steppes boisées xérophytes sud-sahéliennes; il existe également dans les savanes boisées tropicales nord-soudaniennes et y présente des populations importantes et étendues; dans la même zone cependant, Rh.sulcatus coexiste avec Rh.guilhoni, mais dans des conditions étroitement localisées (MOREL & VASSILIADIS, 1963, 343).

A l'heure actuelle, l'extension de Rh.guilhoni est vérifiée de l'Atlantique (Mauritanie, Sénégal) jusqu'à la frontière est du Tchad; il est logique de supposer d'après le peuplement général des steppes et des savanes d'Afrique occidentale, que Rh.guilhoni se retrouve au Sudan, à l'ouest du Nil, notamment dans le Darfur et le Kordofan où il représente les Rh.sanguineus signalés de ces provinces sur le bétail et sur la faune sauvage. Quelques exemplaires personnellement examinés du Darfur viennent étayer cette supposition.

Microhabitat

Les adultes de Rh.guilhoni sont exophiles; les préimagos sont endophiles et habitent les terriers de rongeurs.

Dans les savanes nord-soudaniennes, la distribution de l'espèce est plus ou moins régulière; dans les steppes du sud du sahel, Rh.guilhoni ne présente une certaine densité que dans les zones d'inondation des fleuves ou dans les galeries boisées.

Climatologie

Rh.guilhoni est une espèce relativement xérophile et représente l'intermédiaire, de ce point de vue, entre le véritable Rh.sanguineus sauvage des steppes semi-désertiques et Rh.sulcatus des savanes soudano-guinéennes.

La distribution de Rh.guilhoni se situe dans son ensemble entre 500 et 750 mm de pluies annuelles; l'espèce cependant est déjà représentée entre les isohyètes des 250 et 500 mm, dans les types de localisation déjà définis en ce qui concerne le sud du sahel (cf. microhabitat) (MOREL & VASSILIADIS, 1963, 343).

RHYPICEPHALUS HUMERALIS Rondelli, 1926; Zumpt, 1950

(carte n°51)

H.humeralis, très proche morphologiquement et biologiquement de Rh.pulchellus, s'en différencie par sa distribution et ses hôtes de prédilection. Il est exophile et monotrope à tous les stades.

Alors que l'extension de Rh.humeralis coïncide avec une partie de celle de Rh.pulchellus, il est à noter que le premier n'a jamais encore été récolté sur zèbre, mais sur les autres ongulés, y compris le rhinocéros et l'éléphant.

Habitat

Rh.humeralis est une espèce à distribution localisée et populations peu importantes dans les steppes de l'est du Kenya (WILSON, 1953, 287).

La distribution de Rh.humeralis correspond dans son ensemble aux régions basses du Kenya et des Somalies (de 0 à 500 m d'altitude) caractéristiques de l'association Acacia - Commiphora, et dans les fourrés secs de l'Itigi, au Tanganyika (WALKER, 1957, 145).

Dans la région du Kilimandjaro, c'est avec les steppes masai qu'il est en relation (YEOMAN & WALKER, 1967 : 127).

L'aire de distribution dans son ensemble correspond aux steppes masai basses, alors que Rh.pulchellus habite plutôt les steppes masai de moyenne altitude, et également les steppes somaliennes et les savanes sèches d'Ethiopie, d'où Rh.humeralis est absent.

Climatologie

L'aire d'extension de Rh.humeralis reçoit en moyenne de 250 à 750 mm de pluies annuelles, mais la majorité des populations se trouve dans les zones les plus sèches, dont la pluviosité n'excède pas 500 mm.

RHIPICEPHALUS HURTI Wilson, 1954

(carte n°43)

Certaine ressemblance de Rh.hurti avec Rh.jeanneli a dû le faire souvent confondre avec ce dernier, ceci d'autant plus facilement qu'il s'agit de deux espèces de montagne. L'aspect des gonopores indique des affinités entre Rh.hurti et Rh.compositus d'une part, entre Rh.jeanneli et Rh.longus d'autre part.

Les stades préimaginaux ont été récoltés sur rongeurs Myomorphes; les adultes, sur divers ongulés domestiques ou sauvages, mais en particulier sur le buffle; ceci irait dans le sens de la parenté avec Rh.compositus.

Les commentaires sur l'habitat de Rh.jeanneli s'appliquent également à Rh.hurti.

Les renseignements qui font défaut concernent les différences éventuelles de localisation entre les deux espèces au milieu des communautés de montagne.

Les particularités morphologiques et écologiques de Rh.hurti n'ont été reconnues que depuis peu. Il est donc certain que des références plus ou moins anciennes citées sous d'autres noms se rapportent en fait à cette espèce, et notamment beaucoup de Rh.gr.capensis et de Rh.jeanneli.

De toute façon l'habitat de Rh.hurti est absolument caractéristique; il s'agit de formations de grande altitude, constituées par les communautés de montagne afro-alpines des massifs du Kenya, du Kilimandjaro ainsi que des chaînes de l'Uganda, du Kivu et du Rwanda-Burundi, au-dessus de 2.000 m.

Les régions de grande altitude correspondant à l'habitat de Rh.hurti reçoivent de 1.000 à 2.000 mm de pluies annuelles d'une façon régulière au cours de l'année, sans saison sèche importante; en plus de son humidité, la zone est caractérisée par sa fraîcheur en relation avec sa situation typiquement montagnarde.

RHIPICEPHALUS JEANNELI Neumann, 1913

(carte n°43)

Rh.jeanneli a une morphologie très proche de celle de Rh.hurti, qui a été souvent confondu avec lui, d'autant mieux que les deux espèces ont le même habitat, les communautés de montagne intertropicale; ils sont voisins, d'autre part, respectivement de Rh.longus et de Rh.compositus, et leurs différences vont dans le même sens par rapport à ces dernières espèces.

Ceci pourrait faire supposer que Rh.jeanneli et Rh.hurti sont des formes corrélatives à l'altitude différenciées à partir de Rh.longus et Rh.compositus de moyenne altitude, autrement dit si les espèces de montagnes ne sont pas simplement des écotypes des secondes; la question reste posée.

Des larves et des nymphes de Rh.jeanneli ont été récoltées sur rongeurs Myomorphes et sur Hystricomorphes Bathyergidae. Les adultes sont en rapport avec des ongulés et des carnivores. Le cycle doit être triphasique ditrope, avec préimagos endophiles.

Habitat

Les références originelles mentionnent l'espèce sur la végétation des prairies afro-alpines du Kenya et du Kilimandjaro entre 2.200 et 2.740 m (NEUMANN, 1913, 25).

En Afrique orientale, Rh.jeanneli est restreint aux formations d'altitude, de bois ou de savane, au-dessus de la zone d'habitat de Rh.appendiculatus (WILSON, 1953, 287).

D'une façon concordante, l'espèce a toujours été rencontrée en haute montagne, au-dessus de 2.000 m au Rwanda-Burundi (SCHOENAERS, 1951, 117; 1951, 371; Rh.kochi), entre 2.400 et 2.500 m au Kivu (ROUSSELOT, 1953, 80, Rh.kochi), entre 6.500 et 8.000 pieds au Sudan, soit 1.950-2.400 m (HOOGSTRAAL, 1956 : 656, Rh.kochi).

En Tanzanie, Rh.jeanneli (et Rh.hurti) sont associés aux prairies et formations boisées des communautés de montagne intertropicale, pour leur plus grande part entre 1.500 et 2.100 m (5.000-7.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 134).

Il s'agit toujours de communautés de montagne intertropicales non différenciées ou de type afro-alpin; Rh.jeanneli n'est pas signalé des formations correspondantes du massif éthiopien. Il est ordinairement associé à Rh.bequaerti et Rh.hurti.

Climatologie

Le climat favorable à Rh.jeanneli est fondamentalement équatorial humide, avec des pluviosités annuelles supérieures à 1.000 mm, et nécessairement frais, condition qui est réalisée en altitude.

Les valeurs pluviométriques des zones à Rh.jeanneli - Rh.hurti sont de 625-1.500 mm annuels (25-60 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 134).

RHIPICEPHALUS LONGICOXATUS Neumann, 1905

(carte n°34)

Les adultes de Rh.longicoxatus, seuls connus, sont associés aux ongulés domestiques et sauvages. Les quelques récoltes de l'espèce correspondent aux steppes xérophytes somalo-masaï; au Sudan, il s'agit de la savane boisée tropicale nord-soudanienne. La distribution semble localisée, au sein de ces formations sèches, aux végétations riveraines.

Le climat des steppes somaliennes est remarquablement sec; les pluviosités y sont de 250-500 mm annuels, répartis sur trois mois au plus. La localité du Sudan d'où Rh.longicoxatus est rapporté reçoit en moyenne de 800 à 1.000 mm de pluies annuelles; la région présente cependant une longue et intense saison sèche.

RHIPICEPHALUS LONGUS Neumann, 1907

(carte n°40)

Une certaine variabilité dans les ponctuations scutales et conscutales chez les adultes a entraîné une certaine confusion systématique entre Rh.longus et Rh.senegalensis. Les acarologistes qui travaillent sur les tiques d'Afrique orientale et australe et qui n'ont pas la possibilité de connaître Rh.senegalensis des savanes occidentales, sont portés à attribuer à cette dernière espèce des Rh.longus faiblement, bien qu'uniformément, ponctués. C'est ainsi que dans la carte de distribution, certaines références de Rh.senegalensis dans les savanes orientales ont été interprétées comme des Rh.longus quelque peu différents du type courant.

Rh.longus est de cycle triphasique ditrope. Ses préimagos sont endophiles et ont été trouvés associés aux rongeurs Myomorphes. Ses adultes infestent tous les ongulés et carnivores de savanes; le buffle nain peut être parasité, mais moins régulièrement que par Rh.cliffordi, et présente alors le plus souvent une infestation mixte aux deux espèces.

Habitat

La distribution de Rh.longus intéresse l'Afrique centrale et le sud de l'Afrique orientale; il s'agit de régions de moyenne altitude (500-1.500 m); ce fait est particulièrement évident à la périphérie du bassin du Congo et de ses affluents. Les incertitudes systématiques existant à l'heure actuelle au sujet de cette espèce ne permettent pas d'avoir une opinion définitive en ce qui concerne les conditions exactes de sa distribution dans les savanes boisées rhodésiennes; toutefois l'écologie et la climatologie ne s'opposent pas à ce qu'il s'agisse effectivement de Rh.longus (MOREL, 1965, 581).

En Tanzanie, c'est avec les savanes subtropicales rhodésiennes et les savanes basses du Rufiji qu'est associé Rh.longus, depuis le niveau de la côte jusqu'à une altitude de 1.500 m (5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 136).

Ce type de distribution est inhabituel parmi les Rhipicephalus, chez qui les espèces sont partagées selon les sous-régions ou s'étendent sur plusieurs d'une façon complète. L'extension partielle dans les savanes d'Afrique centro-occidentale uniquement dans le secteur oubanguien ne peut être mise en rapport qu'avec des exigences relatives à l'altitude, dont le minimum semble se situer aux alentours de 500 m; l'altitude moyenne en effet des savanes humides du Cameroun et du Centre-Afrique va de 500 à 1.000 m. Alors que les espèces caractéristiques d'Afrique orientale dans plusieurs genres, notamment les Rhipicephalus et les Amblyomma, sont établies au moins à 1.000 m, Rh.longus, qui dans sa distribution apparaît comme une tique orientale, a pu s'établir dans les savanes oubanguiennes voisines, en semi-altitude; par contre les autres espèces, plus déterminées de ce point de vue, n'ont pas pu déborder en dehors de leur sous-région d'origine, sinon en populations limitées (voir Rh.appendiculatus et Rh.muehlensi).

Suivant cette interprétation, les rapports de distribution entre Rh.longus et Rh.senegalensis peuvent mieux se comprendre; Rh.longus est une espèce orientale de moyenne altitude, Rh.senegalensis une espèce occidentale de basse ou semi-altitude; leurs aires d'extension pourraient être exclusives l'une de l'autre, comme dans le cas de beaucoup de couples d'espèces, si Rh.longus n'avait pas la possibilité de vivre en semi-altitude, si bien que les deux espèces coexistent dans les savanes oubanguiennes. Cette coexistence d'ailleurs peut faire croire qu'il ne s'agit au fond que d'une seule espèce, dont l'aspect des ponctuations varie entre un type occidental presque lisse (Rh.senegalensis) et un type oriental très ponctué (Rh.longus); l'existence sur la dorsale oubanguienne de divers types de ponctuation est interprétée comme le fait d'une population de transition entre les deux populations extrêmes typiques. En réalité, c'est la variabilité de Rh.longus qui provoque la confusion. Il s'agit bien de la coexistence de deux espèces, l'une occidentale, l'autre orientale mais qui est une des rares à avoir pu s'établir normalement à une altitude inférieure à celle des plateaux d'Afrique victorienne et rhodésienne (MOREL & VASSILIADES, 1965, 619).

La distribution de Rh.longus intéresse l'Afrique centrale et orientale; il s'agit de régions de moyenne altitude, soit entre 500 et 1.000 m (pourtour du bassin du Congo), soit entre 1.000 et 1.500 m (plateaux victorien, rhodésien). Au total, l'aire d'extension recouvre les zones suivantes : savanes subéquatoriales oubanguiennes, congolaises et katangaises et clairières de forêt équatoriale, savanes équatoriales d'altitude victorienne, savanes subtropicales rhodésiennes (populations plus éparses et localisées). Rh.cliffordi, spécifique du buffle nain de forêt et associé comme lui à la végétation dense des abords des cours d'eau et des marécages; il en va de même par rapport à Rh.compositus, associé le plus souvent au buffle noir des savanes orientales, et lui aussi lié aux végétations riveraines. Rh.longus se différencie par son habitat dans les savanes de pentes ou de plateaux des deux autres Rhipicephalus des buffles plus localisés aux formations végétales denses de vallée ou de bas-fonds.

Microhabitat

Les adultes de Rh.longus se tiennent dans le tapis herbacé des savanes boisées ouvertes, plus rarement dans les boisements denses; ces zones correspondent aux pâturages habituels des herbivores domestiques et sauvages; cette situation différencie Rh.longus d'une espèce voisine, Rh.cliffordi, le plus souvent parasite des buffles, et associé comme lui à la végétation dense des abords des cours d'eau ou des marécages.

Les stades préimaginaux sont endophiles et habitent les terriers de rongeurs.

Climatologie

La pluviosité observée sur l'aire de distribution de Rh.longus est supérieure à 1.000-1.250 mm de pluies annuelles réparties sur plus de 6 mois; le climat y est subéquatorial ou équatorial; dans les savanes subtropicales rhodésiennes, le climat est modifié par les conditions côtières (Mozambique).

Au total il s'agit d'une espèce en affinité avec des climats régulièrement humides et chauds.

RHIPICEPHALUS LONGICEPS Warburton, 1912

(carte n°50)

Rh.longiceps, est une espèce rare, apparemment confinée au plateau angolien, dans les savanes subtropicales angoliennes; la référence de la South West Africa se place dans les steppes du Kalahari.

Les adultes sont associés aux ongulés, principalement l'oréotrague.

Rh.longiceps fait partie du groupe de Rh.pravus.

RHIPICEPHALUS LUNULATUS Neumann, 1907

(carte n°41)

Rh.lunulatus est considéré comme synonyme de Rh.tricuspis par des auteurs comme THEILER (1947, 273) et HOOGSTRAAL (1956 : 772); il ne s'agit en fait que de ressemblance dans les plaques ventrales des mâles. Par tout un ensemble de caractères, Rh.tricuspis se place dans le groupe de Rh.pravus, tandis que Rh.lunulatus appartient indubitablement à celui de Rh.simus.

Le véritable Rh.tricuspis n'existe qu'en Afrique australe; ceci permet d'interpréter comme Rh.lunulatus les références d'Afrique occidentale et orientale citées sous le premier nom. La situation est plus embrouillée en ce qui concerne l'Afrique australe, où Rh.lunulatus est présent, au moins dans les savanes tropicales : il n'est pas possible, sans réexamen des exemplaires, d'établir les distributions respectives des deux espèces (voir le commentaire sur Rh.tricuspis). En ce qui concerne donc l'Afrique australe, la question demeure ouverte.

Rh.lunulatus a un cycle parasitaire triphasique ditrope. Les adultes sont cités d'un très grand nombre d'ongulés et de carnivores; ils sont fréquemment trouvés sur les léporides, occasionnellement sur l'oryctérope. Il n'y a pas de références de récoltes des préimagos sur hôtes sauvages, tout au moins en ce qui concerne le Rh.lunulatus indubitable.

Habitat

La distribution de Rh.lunulatus est très étendue et intéresse la plupart des zones biogéographiques de l'Afrique continentale; en ce qui concerne l'Afrique australe, il est difficile de reconnaître les références qui le concernent et celles qui reviennent à Rh.tricuspis avec lequel il a été confondu et que certains auteurs estiment identique .

En Afrique occidentale, les habitats de Rh.lunulatus sont les suivants (MOREL, 1965, 581) :

- savane boisée tropicale nord-soudanienne et steppe boisée xérophyte sahélienne sud : distribution localisée;
- savane boisée subtropicale sud-soudanienne, savane boisée subéquatoriale guinéo-oubanguienne, mosaïque forêt-savane équatoriale guinéo-oubanguienne;
- mosaïque forêt-savane équatoriale congolienne, savane boisée subéquatoriale angolienne.

En Afrique orientale la distribution est la suivante :

- savane boisée équatoriale orientale d'altitude;
- mosaïque côtière orientale forêt-savane;
- prairie de montagne intertropicale du Kivu-Rwanda;
- savanes boisées subtropicales rhodésiennes et angoliennes;
- savanes boisées subtropicales australes typiques et à mopané : enclaves dans les savanes rhodésiennes et bordure méridionale de ces mêmes savanes.

Au Malawi, recouvert par la savane boisée rhodésienne, Rh.lunulatus est surtout abondant dans les formations à Brachystegia où paissent les troupeaux pendant la saison des pluies, plutôt que dans les boisements à Acacia-Combretum, qui sont en grande partie mis en culture à cette période (WILSON, 1946, 118, Rh.tricuspis).

En Tanzanie, la majorité des récoltes de Rh.lunulatus coïncide avec les savanes rhodésiennes et les communautés de montagne, en altitude moyenne, mais pouvant s'élever jusqu'à 1.200-1.500 m (4.000-5.000 ft); les récoltes sont éparées dans les steppes masai (YEOMAN & WALKER, 1967 : 170, Rh.tricuspis).

Rh.lunulatus existe dans les steppes sèches du Sudan (Acacia desert grass), dans les savanes boisées du type guinéen ou congolien; il est également présent dans le low veld (Natal, Transvaal) et la savane boisée à épineux (tree and thorn forest) (THEILER in HOOGSTRAAL, 1956 : 774, Rh.tricuspis).

Dans ce dernier cas, il semble qu'il s'agisse du véritable Rh.lunulatus, plutôt que de Rh.tricuspis, sous le nom duquel les deux espèces sont confondues; Rh.tricuspis est plus xérophile; d'autre part les références de HOOGSTRAAL au Sudan se situent dans la savane boisée de type soudano-guinéen, et non dans la steppe à Acacia.

Microhabitat

La plus grande fréquence de distribution de Rh.lunulatus coïncide avec celle de Rh.senegalensis en Afrique occidentale, ce qui indique une association parallèle avec les savanes densément boisées ou les forêts claires plutôt qu'avec les formations ouvertes. L'association avec Rh.simus en Afrique orientale, dans les zones les plus humides correspondant à la distribution de ce dernier, implique une similitude d'habitat des deux espèces dans les formations boisées (cf. le paragraphe sur le microhabitat de Rh.simus).

Climatologie

Dans les savanes ouest-africaines, Rh.lunulatus est présent au sud de l'isohyète des 750 mm de pluies annuelles, jusqu'à la mosaïque forêt-savane, qui correspond à des pluviosités atteignant 2.000 mm; il peut exister par moins de 750 mm, dans des conditions d'humidité locale, notamment dans le bassin du Tchad.

En Afrique centrale et orientale, la distribution est comprise dans sa grande part entre les isohyètes des 750 et des 1.000 mm.

Rh.lunulatus ne semble pas adapté aux climats tropicaux typiques, mais aux types voisins subtropicaux, à saisons sèches moins longues et plus forte pluviométrie annuelle; sa distribution la plus régulière se situe sous des climats subéquatoriaux.

RHIPICEPHALUS MACULATUS Neumann, 1901

(carte n°51)

Les adultes de Rh.maculatus infestent un très grand nombre d'ongulés d'Afrique orientale, mais c'est sur l'éléphant qu'ils se retrouvent avec la plus grande fréquence; le buffle de savane présente occasionnellement de fortes infestations. Ainsi, sans qu'il soit possible d'affirmer que Rh.maculatus est parasite de l'éléphant, on peut du moins conclure que son habitat doit être constitué par la végétation dense, riveraine ou de bas-fonds, fréquentée par diverses espèces d'ongulés, mais plus particulièrement par l'éléphant, et à un degré moindre, le buffle.

Habitat

Rh.maculatus est dans son ensemble associé à la savane subtropicale rhodésienne dans ses formations denses, à proximité des lacs et des cours d'eau. Il se retrouve également dans les zones voisines, à leur lisière, et dans les zones limitrophes entre les steppes masai et les communautés de montagne. Au sud, Rh.maculatus existe dans la savane tropicale australe rhodésienne et dans la végétation côtière du Mozambique et du Zululand.

En Afrique orientale, Rh.maculatus est une tique de faible altitude, qui n'a jamais été trouvée au-dessus de 4.000 pieds (1.200 m), dans les zones humides et fraîches (THEILER, 1962 : 123).

Dans le massif montagneux du centre du Kenya, Rh.maculatus avait été récolté entre 600 et 1.050 m (NEUMANN, 1913, 25), sur la végétation.

En Tanzanie, les populations de Rh.maculatus sont toujours localisées au milieu des savanes tropicales basses de la Rufiji, des savanes subtropicales rhodésiennes et de la steppe masai, entre le niveau de la mer et 1.500 m (5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 139).

La distribution de l'espèce indique une moindre xérophilie que dans le cas de Rh.pulchellus; dans les steppes boisées, Rh.maculatus semble associé aux formations denses, à proximité des lacs et des cours d'eau; c'est dans les savanes boisées subtropicales rhodésiennes que l'espèce présente sa distribution la plus régulière; elle existe également à la périphérie des savanes boisées équatoriales orientales d'altitude. Au sud Rh.maculatus se retrouve dans la savane basse tropicale australe jusqu'au Zululand.

Climatologie

L'aire d'extension de Rh.maculatus présente une pluviométrie allant de 500 à 1.000 mm de précipitations annuelles, réparties sur 3 à 6 mois. (500-1.125 mm, 20-45 inches, en Tanzanie : YEOMAN & WALKER, 1967 : 139).

RHIPICEPHALUS MASSEYI Nuttall & Warburton, 1908

(carte n°47)

Rh.masseyi n'est connu que par ses adultes. Ils sont associés aux ongulés et carnivores, éventuellement à l'oryctérope.

Habitat

La distribution de Rh.masseyi n'est en rapport qu'avec les savanes boisées subtropicales rhodésiennes et angoliennes.

En Tanzanie, il existe également dans les savanes tropicales basses de la Rufiji (YEOMAN & WALKER, 1967 : 139).

Un certain nombre de références de Rh.masseyi provient de **fusions** avec Rh.muehlensi et représente en fait ce dernier.

Microhabitat

Les adultes de Rh.masseyi sont exophiles et leur association avec la végétation ne semble pas différer de celle des autres Rhipicephalus des savanes rhodésiennes.

Le caractère endophile des stades préimaginaux est seulement du domaine des suppositions vraisemblables.

Climatologie

Les savanes rhodésiennes et angoliennes reçoivent de 500 à 1.000 mm de pluies annuelles; la plupart des références de Rh.masseyi se place entre les isohyètes des 750 ou des 1.000 mm, sous un climat subtropical, à plus de 6 mois de saison pluvieuse.

RHIPICEPHALUS MOUCHETI Morel, 1965

(carte n°38)

Rh.moucheti n'est connu que par quelques adultes récoltés sur boeuf, chien et singe patas dans les savanes guinéo-oubanguiennes. Il appartient au groupe de Rh.sanguineus.

RHIPICEPHALUS MUEHLENSI Zumpt, 1943

(carte n°49)

Rh.muehlensi fait partie du groupe de Rh.appendiculatus. Ses adultes sont associés aux ongulés et carnivores. Les préférences des préimagos vont également vers les ongulés et les carnivores; comme toutes les espèces du groupe de Rh.appendiculatus, il est effectivement monotrope et exophile à tous les stades.

Habitat

La distribution de Rh.muehlensi correspond aux savanes du Sudan au Natal. Les divers types de végétation en cause sont les savanes équatoriales victoriennes d'altitude, les communautés de montagne intertropicales, les savanes subtropicales rhodésiennes, les végétations côtières de Tanzanie, du Mozambique et du Zululand.

En Tanzanie, la répartition de Rh.muehlensi est très diffuse, dans la savane rhodésienne, la savane tropicale basse du Rifiji, dans les communautés de montagne, sur la lisière des steppes xérophytes masai, sur les pentes des massifs isolés jusqu'à 1.500 m (5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 140).

Dans les steppes de l'est du Kenya, les populations sont très localisées et peu nombreuses (WILSON, 1953, 287).

Climatologie

La distribution de Rh.muehlensi est comprise dans sa plus grande part entre les isohyètes des 500 et 1.000 mm de pluies annuelles, réparties sur 4-8 mois.

En Tanzanie, les valeurs indiquées vont de 500 à 1.250 mm (20-45 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 140).

RHIPICEPHALUS MUHSAMAE Morel & Vassiliades, 1965

(carte n°39)

Rh.muhsamae remplace Rh.simus dans les steppes et savanes d'Afrique centro-occidentale, du Tchad à l'Atlantique; sa présence est donc possible à l'ouest du Nil au Sudan et au nord-ouest de l'Uganda (MOREL & VASSILIADES, 1965, 619).

Le cycle parasitaire de Rh.muhsamae est triphasique ditrope. Les stades préimaginaux en ont été récoltés sur rongeurs Myomorphes et Sciuro-morphes et sur lièvres. Les préférences d'hôtes des adultes sont exactement du type de celles de Rh.simus envers tous les ongulés et carnivores disponibles, les primates, l'oryctérope, le porc-épic.

Habitat

Rh.muhsamae présente sa distribution la plus régulière et son maximum d'abondance dans les savanes boisées tropicales nord-soudaniennes; jusqu'à présent, son existence est reconnue de l'Atlantique à l'est du Tchad, mais il est certain que beaucoup de Rh.simus cités du Sudan dans cette zone sont en fait des Rh.muhsamae.

Dans les steppes boisées xérophytes sahéliennes sud, l'espèce se présente plutôt en population localisée, dans les galeries boisées le long des cours d'eau ou dans les zones d'inondation des fleuves (Sénégal, Niger, Logone, Chari, lac Tchad) (MOREL & VASSILIADES, 1965, 1619).

Dans les savanes boisées tropicales sud-soudaniennes, l'espèce existe mais son abondance est irrégulière; elle est parfois la seule à représenter le groupe de Rh.simus; d'autres fois, elle coexiste avec Rh.senegalensis mais le domine; d'autres fois encore, elle est dominée par ce dernier, ou est très rare ou complètement absente (comme au nord du Dahomey).

Microhabitat

Les adultes de Rh.muhsamae sont exophiles; dans les steppes sahéliennes, il est restreint aux zones boisées; dans les savanes sèches il est aussi fréquent dans les formations boisées que dans les forêts claires; dans les savanes sud-soudaniennes, relativement humides, il est surtout représenté dans les formations ouvertes et remplacé par Rh.senegalensis dans les savanes densément boisées ou dans les forêts claires; cet élément semble indiquer une explication à la distribution en mosaïque des deux espèces citées dans la zone en question.

Les larves et les nymphes sont endophiles et habitent les terriers des petits rongeurs, dans des conditions très comparables à celles des préimagos de Rh.simus en Afrique orientale.

Climatologie

La majorité des récoltes de l'espèce se situe entre les isohyètes de 750 et de 1.000 mm de pluies annuelles réparties sur 3 à 4 mois; cependant l'espèce existe à partir de 500 mm par an et disparaît quand la pluviosité atteint 1.250 mm.

RHIPICEPHALUS NEAVEI Warburton, 1912

(carte n°47)

Rh.neavei présente un cycle triphasique ditrope. Ses adultes infestent principalement les ongulés, mais aussi les carnivores, hérissons, porcs-épics, etc.; ses stades préimaginaux ont été signalés sur insectivores Macroscelididae et sur rongeurs Myomorphes; les léporides sont très souvent parasités par les adultes, mais également par les larves et les nymphes.

Habitat

En Afrique australe, d'après sa distribution, Rh.neavei est caractéristique des faciès secs ou relativement secs : faux Karroo, steppes à épineux (thorn veld), savanes boisées à épineux (tree and thorn forest); il est absent des prairies d'altitude et de la végétation côtière (THEILER & ROBINSON, 1953, 93, Rh.pravus).

Au Malawi, Rh.neavei n'est jamais abondant et semble à la limite de son habitat normal, dans des conditions non optimales; en altitude, il existe jusqu'à 4.500 pieds (1.350 m), quoiqu'il puisse être absent à des valeurs inférieures (3.500 pieds : 1.050 m) (WILSON, 1950, 415).

En Tanzanie, la distribution de Rh.neavei comprend principalement les savanes rhodésiennes et les savanes côtières basses du Rufiji; il est presque totalement absent des steppes de l'Usukuma, des communautés de montagne intertropicales (où Rh.punctatus le remplace) sauf sans les parties boisées; il est généralement absent des steppes masai (domaine de Rh.pravus) sauf dans la province centrale, à proximité des savanes rhodésiennes (YEOMAN & WALKER, 1967 : 145).

Des données fragmentaires dont on dispose à l'heure actuelle au sujet de ce Rh.neavei (= Rh.kochi ?) permettent malgré tout d'esquisser sa distribution probable, notamment en rapport avec les types de végétation où il a été trouvé, par comparaison avec la distribution du vrai Rh.pravus, selon la conception actuelle de cette espèce.

Les populations d'Afrique australe citées sous le nom de Rh.pravus ou Rh.neavei peuvent représenter cette espèce, mais le fait n'est pas encore vérifié; il est cependant probable qu'en raison des analogies climatiques entre les savanes australes et celles du plateau rhodésien, il s'agisse du même Rh.neavei.

En résumé, Rh.neavei semble essentiellement associé aux savanes subtropicales rhodésiennes et angoliennes, aux savanes tropicales australes typiques et à mopané, aux savanes tropicales du Transvaal, au faux Karroo et au Karroo côtier; il est représenté également dans les prairies du high veld et à la périphérie des steppes du Kalahari.

Microhabitat

Les adultes de Rh.neavei sont exophiles. Les récoltes de préimagos en Afrique australe sur les petits rongeurs et les insectivores indiquent que les larves et les nymphes sont endophiles et habitent les terriers ou les galeries de leurs hôtes.

Climatologie

L'aire de distribution de Rh.neavei, selon sa définition actuelle, présente des pluviosités allant de 500 à 1.000 mm annuels, répartis sur 3 à 6 mois en une ou deux saisons. Il y a donc ici une différence marquée du point de vue des exigences pluviométriques avec le Rh.pravus des steppes masai et somaliennes.

En Tanzanie, c'est entre les isohyètes des 500 et 1.250 mm que s'étend Rh.neavei (20-60 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 145).

RHIPICEPHALUS OCULATUS Neumann, 1901

(carte n°46)

Les adultes de Rh.oculatus sont sélectifs des ongulés carnivores et léporides; les larves et les nymphes se gorgent sur léporides et insectivores Macroscelididae principalement. L'espèce est donc ditrope, mais ne semble pas endophile aux stades préimaginaux.

Rh.oculatus se retrouve en Rhodésie, Zambie, Botswana, Namibie et Angola, dans les savanes tropicales australes typiques et à mopané. Il est possible que les Rh.pravus cités du Mozambique représentent cette espèce.

Habitat

En Afrique australe, la majeure partie des localités de récolte se situe dans le faux Karroo et dans le maquis du Cap; par ailleurs des références dispersées correspondent pour la plupart à des populations réduites, dans la végétation côtière du Zululand, les prairies du low veld, high veld, middle veld, dans la steppe xérophYTE du Kalahari (thorn country), dans la savane tropicale du Transvaal (tree and thorn forest); il est cependant relativement fréquent dans le désert du Karroo, en relation vraisemblable avec des conditions locales favorables (THEILER & ROBINSON, 1953, 83).

Rh. oculatus se retrouve jusque dans la Zambie, Rhodésie, le Botswana, la Namibie et l'Angola, dans les savanes boisées tropicales australes, typiques ou à mopané.

Les références en dehors de l'Afrique australe, notamment celles qui concernent l'Afrique orientale, sont dues vraisemblablement à des confusions d'espèces, principalement avec Rh. pravus.

Microhabitat

Les adultes de Rh. oculatus sont exophiles.

Les préimagos ne sont pas typiquement endophiles, car tout au moins jusqu'à ce jour, ils ne semblent pas fréquemment parasites des rongeurs de terriers; ils semblent se situer dans un biotope intermédiaire, dans les fourrés, les broussailles ou dans les débris végétaux au sol, ce qui est en accord avec leur présence sur les insectivores et sur les lièvres.

Climatologie

La distribution de Rh. oculatus place l'espèce entre les isohyètes de 5 et de 15 inches annuels (125-375 mm); il semble plus rare entre 15 et 20 inches (375-500 mm) et exceptionnel au-dessus, sauf peut-être au Transvaal (entre 20 et 30 inches : 500-750 mm); dans cette région toutefois le climat tropical détermine une végétation de type xérophYTE (steppe à épineux, thorn country); dans le maquis du Cap où les pluies ont lieu pendant l'hiver austral, Rh. oculatus peut s'accomoder de plus de 30 inches de pluies annuelles (750 mm). Du point de vue de la température d'autre part, Rh. oculatus subsiste dans le faux Karroo par plus de 90 jours de gel annuel (THEILER & ROBINSON, 1953, 93).

RHIPICEPHALUS PLANUS Neumann, 1907

(carte n°44)

Rh. planus, très proche de Rh. complanatus des potamochères de forêt ombrophile équatoriale, remplace ce dernier dans les communautés de montagne du Kenya et du Kilimandjaro. Les seuls hôtes connus sont les porcs-épics, en ce qui concerne les adultes.

Rh. planus présente certaines affinités de morphologie avec Rh. reichenowi; la différence de distribution, les associations avec des zones

plus sèches dans le cas de Rh.reichenowi font penser qu'il s'agit effectivement d'espèces distinctes.

Habitat

Rh.planus est une espèce d'altitude d'Afrique orientale, dont l'habitat caractéristique se situe dans les communautés afro-alpines et dans les prairies de montagne équatoriales; les références du Mozambique sont en désaccord avec l'habitat indiqué précédemment; il est possible qu'il y ait dans ce cas confusion avec une espèce voisine.

Microhabitat

Non précisé. Les adultes de Rh.planus sont exophiles; leur fréquent parasitisme sur les porcs-épics pourrait indiquer une affinité avec une végétation dense ou des broussailles plutôt qu'avec le tapis herbacé des savanes.

Climatologie

En Afrique équatoriale orientale, l'aire de distribution de Rh.planus présente une pluviosité annuelle supérieure à 1.000 mm et répartie sur 6 à 12 mois.

RHIPICEPHALUS PRAVUS Doenitz, 1910

(carte n°46)

Rh.pravus est représentatif d'un groupe d'espèces très voisines morphologiquement, d'un statut systématique longtemps mal défini et souvent confondues entre elles; certaines avaient un temps été mises en synonymie avec Rh.pravus (WALKER, 1956, 243). Les bases actuelles de leur diagnose ont été établies récemment (YEOMAN & WALKER, 1967 : 146).

Le groupe se compose de Rh.pravus, Rh.neavei, Rh.punctatus, Rh.oculatus, Rh.longiceps et Rh.masseyi; peut-être faut-il y joindre Rh.arnoldi et Rh.tricuspis sensu stricto.

Rh.pravus infeste au stade adultes les ongulés, les carnivores et les léporides d'une façon habituelle, parfois les hérissons; quelques récoltes de larves et de nymphes mettent surtout en cause les insectivores Macroscelididae, rarement les rongeurs Myomorphes. Le cycle se présente donc comme triphasique ditrope.

Habitat

En Afrique orientale, l'association Rhipicephalus pravus - Amblyomma gemma est caractéristique des steppes sèches de l'est et du nord-est du pays (WILSON, 1953, 287, Rh.neavei).

En Tanzanie, c'est plutôt avec Amblyomma lepidum que Rh.pravus est associé, ainsi qu'avec Hyalomma albiparmatum; il est abondant dans les steppes xérophytes masai et de l'Usukuma ou sur leurs lisières avec d'autres zones, ou en rapport avec des mouvements de bétail; il n'est pas franchement établi dans les autres types de végétation; il s'étend en moyenne altitude de 750 à 1.500 m (2.500-5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 149).

Au Kenya, Rh.pravus et Rh.appendiculatus peuvent coexister dans certaines régions; il s'agit de zones marginales à la distribution de chacune de ces espèces, qui se chevauchent dans des conditions de moyenne humidité, à la limite des savanes boisées et des steppes; seul Rh.pravus est présent dans les formations ouvertes, à broussailles, où vivent les grands herbivores, dans les zones de passage de la savane à la steppe (LEWIS, PIERCY & WILEY, 1946, 60, Rh.neavei).

Quoique Rh.pravus puisse exister au Sudan dans les savanes boisées ouvertes (et relativement humides), il est plus abondant dans les savanes et les steppes sèches d'Afrique orientale; il est absent des savanes densément boisées et des forêts claires (HOOGSTRAAL, 1956 : 680).

D'après ces observations, il ressort que l'habitat caractéristique de Rh.pravus est constitué par les steppes boisées xérophytes masai et somaliennes; en bordure de cette région, l'espèce peut se maintenir dans les savanes boisées, comme cela est constaté au Sudan, en Uganda ou au pourtour des massifs montagneux du Kenya. Rh.pravus est également présent dans les savanes boisées tropicales éthiopiennes à Oxytenanthera.

Microhabitat

Le microhabitat des préimagos endophiles doit être constitué par les gîtes dans les fourrés et pierrailles de leurs hôtes Macroscelididae, ou les terriers des rongeurs Myomorphes.

Climatologie

L'habitat de Rh.pravus correspond à des régions sèches recevant de 250 à 750 mm de pluies annuelles, en une seule saison pluvieuse.

L'association Rhipicephalus pravus - Amblyomma gemma ne subsiste pas dans les régions recevant plus de 20-25 inches de pluies annuelles (500-625 mm); au-dessus de cette valeur, seul Rh.pravus est présent (WILSON, 1953, 287, Rh.neavei).

Au Sudan Rh.pravus a été récolté dans des régions recevant de 40 à 50 inches de pluies annuelles (1.000-1.250 mm), mais il s'agissait de savanes boisées très ouvertes; dans le district de Karamoja (Uganda), par contre, la pluviosité n'est que de 15-20 inches (375-500 mm) en une très courte saison; cette situation est analogue à celle des steppes de l'est du Kenya. Il est toujours absent des zones à fortes pluviosités, ainsi que des régions peu humides, mais de type climatique subéquatorial, à deux saisons pluvieuses annuelles; une longue saison sèche semble en effet nécessaire à l'existence de Rh.pravus (HOOGSTRAAL, 1956 : 681).

En Tanzanie, Rh.pravus est présent à partir de 375 mm annuels, jusqu'à 1.000 mm (15-40 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 149).

RHIPICEPHALUS PULCHELLUS (Gerstaecker, 1873); Neumann, 1897

(carte n°51)

Rh.pulchellus est l'espèce la plus représentative d'un groupe de Rhipicephalus à ornements d'émail. Si on tient compte de la structure morphologique et de la biologie, seuls Rh.humeralis et Rh.maculatus peuvent prendre place à côté de Rh.pulchellus, tandis que Rh.dux semble plutôt se rapprocher du groupe de Rh.simus. Hormis cette ornementation, le groupe de Rh.pulchellus se conforme entièrement au type morphologique général et à la biologie des espèces du groupe de Rh.appendiculatus.

Il est remarquable que tous ces Rhipicephalus à émail sont associés à des ongulés primitifs, proboscidiens ou périssodactyles, tandis que tout le reste des Rhipicephalus (et les Hyalomma), associés au moins au stade adulte aux artiodactyles (Suiformes et Ruminants), n'ont pas d'émail.

Cela pourrait signifier que la souche primitive des Rhipicephalus, comme celle des Dermacentor, était émaillée comme les Amblyomma dont ils proviennent; la perte de l'émail serait donc un phénomène postérieur; d'autre part, le genre Hyalomma, même si son évolution est contemporaine de celle de la plupart des Rhipicephalus, serait cependant plus jeune que la première souche rhipicéphalidienne.

Dans cette éventualité, les Rhipicephalus à émail seraient les descendants les plus directs des premiers représentants du genre.

Rh.pulchellus est monotrope; il infeste tous les ongulés d'Afrique orientale sèche; ses préférences envers les carnivores, primates, léporides. Par ailleurs son abondance sur les zèbres est remarquable, et sa distribution coïncide avec celle d'Equus grevyi et E.burchelli granti; Rh.pulchellus est absent à l'extérieur des aires occupées par les deux zèbres cités.

Habitat

En Afrique orientale, Rh.pulchellus est trouvé en petit nombre au nord-est du Kenya; il est par contre absent des steppes orientales du Kenya et de Tanzanie, parfois dominant les autres espèces en certaines zones (WILSON, 1953, 285).

Il existe jusqu'à 1.800 m dans les massifs montagneux du centre du Kenya (NEUMANN, 1913, 25).

En Tanzanie, il se rencontre presque exclusivement dans les steppes masai, mais non dans leur prolongement du lac Rukwa, avec références occasionnelles des zones limitrophes; c'est essentiellement une tique de la pénéplaine masai, habituellement entre 600 et 1.500 m, mais présent de 300 à 1.800 m (2.000-5.000 ft, 1.000-6.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 152).

Les zones caractéristiques de l'habitat de Rh.pulchellus sont les steppes boisées xérophytes masai et les steppes boisées xérophytes somaliennes; il existe également dans la savane boisée tropicale éthiopienne à Oxytenanthera; il peut se retrouver occasionnellement dans les savanes boisées subéquatoriales d'altitude, au voisinage des steppes (cas du centre du Kenya).

La facilité d'adaptation aux animaux domestiques en raison du cycle entièrement monotrope est notable en ce qui concerne le cheval et l'âne; l'espèce se maintient alors dans des conditions péri-domestiques, dans les petites ou dans les grandes agglomérations, en dehors de l'habitat normal (exemple : Addis-Ababa).

Microhabitat

Tous les stades, préimaginaux et adultes, sont exophiles.

Climatologie

L'aire de distribution de Rh.pulchellus correspond aux climats typiquement tropicaux secs, recevant de 250 à 750 mm de pluies annuelles.

RHIPICEPHALUS PUNCTATUS Warburton, 1912

(carte n°46)

Le bien fondé de cette espèce n'ayant été établi que récemment, les connaissances à son sujet sont encore limitées; il est certain que des observations rapportées à Rh.neavei concernent en fait Rh.punctatus, ou encore mettent en jeu un mélange des deux espèces.

Rh.punctatus a été récolté au stade adulte sur un certain nombre d'ongulés et de léporides. Il est vraisemblablement ditrope, comme les espèces voisines.

En Tanzanie, son association avec les communautés de montagne est caractéristique, face à la distribution de Rh.neavei dans les savanes rhodésiennes et celle de Rh.pravus dans les steppes masai; il y est établi entre 1.200 et 1.800 m (4.000-6.000 ft); il déborde quelque peu dans les savanes rhodésiennes proches en faible altitude (750 m, 2.500 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 153).

Les références au Malawi le situent également en rapport avec la végétation de montagne. En revanche les tiques citées sous ce nom en Angola représentent plus sûrement Rh.neavei. Il se distribue dans la zone des 500-1.625 mm de pluies annuelles.

RHIPICEPHALUS PUSILLUS Gil Collado, 1938

(carte n°37)

Rh.pusillus est parasite spécifique à tous les stades du lapin de garenne et de son terrier; il n'accompagne son hôte que dans le maquis méditerranéen. Il a été le plus souvent confondu avec Rh.sanguineus (MOREL & VASSILIADES, 1963, 343).

RHIPICEPHALUS REICHENOWI Zumpt, 1943

(carte n°44)

Les récoltes de Rh.reichenowi en Tanzanie se situent dans les savanes rhodésiennes, la végétation côtière et les savanes tropicales basses du Rufiji, ainsi que sur la limite des communautés de montagne et des steppes masai, dans des zones recevant 500-750 mm de pluies annuelles (20-30 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 121).

Les références du Mozambique correspondent dans leur majorité à la savane rhodésienne et à la végétation côtière du sud. Au Kenya, il s'agit des steppes masai au pourtour des communautés de montagne.

Les hôtes des adultes de nombreux ongulés, quelques carnivores, l'oryctérope et le porc-épic; les références les plus fréquentes concernent le potamochère, le phacochère, puis le buffle et le porc-épic. Il serait possible d'en déduire des préférences pour la végétation riveraine dense de vallée ou de bas-fonds.

RHIPICEPHALUS SANGUINEUS (Latreille, 1806); Koch, 1844

(carte n°35)

Rh.sanguineus est représentatif d'un groupe d'espèces très voisines qui étaient confondues sous ce nom jusqu'aux premiers travaux de POMERANCEV & MATIKASHVILI, 1940, 100) et FELDMAN-MUHSAM (1952, 187). Une première tentative de révision des espèces africaines est beaucoup plus récente (MOREL & VASSILIADES, 1963, 343).

Cette confusion systématique entraînait bien des contradictions dans les données publiées sur les préférences d'hôtes et les habitats. Or la méthode d'étude appliquée par FELDMAN-MUHSAM aux Rhipicephalus par observation du gonopore femelle s'est révélée extrêmement fructueuse, car elle permet de résoudre la plupart des problèmes systématiques, avec des résultats remarquablement cohérents du point de vue de l'écologie et de la biogéographie. Ce moyen a permis de préciser le statut systématique de presque tous les Rhipicephalus, mais surtout il a permis de comprendre la complexité de groupe d'espèces affines de Rh.sanguineus.

Habitat

La race sauvage, qui correspond à la forme originelle de Rh.sanguineus est caractéristique des steppes semi-désertiques périssahariennes

(saharo-sahélienne et saharo-méditerranéenne) et les steppes semi-désertiques arabo-persiques; l'espèce habite également les steppes méditerranéennes à alfa (MOREL & VASSILIADES, 1963, 343).

Cette race sauvage est caractérisé par son cycle naturel ditrope, analogue à celui de la majorité des Rhipicephalus; les larves et les nymphes se gorgent sur insectivores et rongeurs Myomorphes et Sciurormorphes; les adultes infestent surtout les ongulés et carnivores sauvages, ainsi que le bétail. Sur la carte de distribution, ce sont les références de récoltes sur de tels hôtes qui sont considérées comme représentatives des populations naturelles sauvages de Rh.sanguineus.

A partir de cette distribution naturelle, l'adaptation d'une race domestique de Rh.sanguineus au chien et au gîte artificiel que lui propose l'homme a permis à l'espèce de se répandre, à la fin de la préhistoire et au début de l'Antiquité, dans tout le monde méditerranéen; le point de départ de ce phénomène pourrait se situer au Proche-Orient.

L'association très ancienne d'un chien, dérivé des canidés locaux, avec l'homme est attestée par divers documents archéologiques en Phénicie (Byblos) et en Mésopotamie. L'association de Rh.sanguineus avec ce chien a dû être contemporaine. Or il se trouve que toute cette région est justement constituée par les steppes qui représentent l'habitat naturel de la tique.

A partir de l'époque de la Renaissance, les voyages maritimes à longue distance ont porté le chien et son parasite dans tous les ports du monde intertropical; après avoir pris pied sur les côtes, l'espèce a gagné l'intérieur des continents par voie terrestre, le plus souvent le long des grandes routes commerciales.

La souche domestique de Rh.sanguineus se définit donc comme une population devenue monotrope et adaptée au chien à tous les stades, sous forme d'une association pratiquement exclusive, dans les endroits où le chien cohabite avec l'homme ou vit dans son voisinage immédiat. Une extension tertiaire aux ongulés domestiques peut se produire logiquement; les Rh.sanguineus du chien établis dans les écuries, étables, bergeries, pourront infester le bétail, mais il s'agira là d'un parasitisme contracté dans une situation absolument domestique. Ce qui n'empêchera pas ce bétail de rencontrer au pâturage d'autres espèces du groupe de Rh.sanguineus naturellement distribuées dans la zone.

Cette souche uniquement canine ou domestique est représentée par un autre symbole sur la carte de distribution de Rh.sanguineus. Les points de récoltes qui correspondent à de simples références dans la littérature, et qui sont seulement interprétés comme Rh.sanguineus pour des raisons de vraisemblance, sont aussi figurés différemment. On remarquera que si les bases de cette distribution sont esquissées, un travail de vérification sur l'ensemble de l'Afrique est nécessaire, avant que les connaissances à ce sujet soient définitivement établies.

Le Rh.sanguineus est connu de tous les pays d'Afrique éthiopienne et méditerranéenne, de Madagascar, du Proche-Orient, d'Europe méridionale, d'Asie orientale, du sud de l'Union Soviétique (bassin de la Mer Noire, Caucase, Asie touranienne), d'Australie, de Polynésie, de tous les Etats des deux Amériques (depuis le sud du Canada jusqu'au centre de l'Argentine, y compris les îles des Antilles).

En ce qui concerne donc l'Afrique éthiopienne, Rh.sanguineus représente une espèce importée, vraisemblablement diffusée par voie terrestre en même temps que le chien du Proche-Orient qui a remonté le Nil et s'est répandu par toute l'Afrique.

Dans ces conditions, la remarquable extension de Rh.sanguineus à toutes les zones chaudes de la planète est un phénomène artificiel et le maintien de toutes ces populations n'a aucun rapport avec les milieux naturels; le seul facteur limitant l'existence de Rh.sanguineus est d'ordre thermique; il explique que les possibilités de survie de Rh.sanguineus diminuent avec l'apparition des climats tempérés et disparaissent dès que l'espèce ne rencontre plus la chaleur nécessaire à son développement.

Il est donc inutile d'énumérer toutes les zones biogéographiques naturelles correspondant à la distribution citadine de Rh.sanguineus, car celle-ci en Afrique intéresse tous les types d'habitat, depuis les agglomérations dans les oasis désertiques jusqu'aux villages de la forêt équatoriale humide; dans les régions tempérées, la distribution est abondante dans l'étage méditerranéen et dans les steppes karpato-altaïque, mais ici le phénomène relève d'une climatologie pré-tropicale; en Europe moyenne, on observe des populations plus ou moins importantes de Rh.sanguineus dans certaines agglomérations de l'étage des chênes à feuilles caduques, comme c'est le cas pour beaucoup de grandes villes de France.

En Egypte, HOOGSTRAAL (1956 : 708) distingue une race sauvage de Rh.sanguineus qui parasite les rongeurs aux stades immatures et les hérissons, les lièvres et le bétail, au stade adulte; elle est confinée à la bande côtière méditerranéenne, aux rives du Nil et aux oasis; elle se maintient grâce à l'existence des rongeurs et du bétail dans les zones cultivées des régions prédésertiques.

En Israël, FELDMAN-MUHSAM (1956, 43) indiquait dans ses comparaisons entre Rh.sanguineus et Rh.secundus (Rh.turanicus), des différences de fréquence respectives de ces deux espèces vis-à-vis des animaux domestiques et sauvages; ces différences sont en relation évidemment avec des habitats particuliers que l'auteur n'a pas indiqués.

En Transcaucasie, le gîte de Rh. sanguineus dans des endroits habités explique sa présence, aussi bien dans les semi-déserts à armoise, que dans les forêts subtropicales de Colchide (POMERANCEV & MATIKASHVILI, 1940, 100).

Microhabitat

Les données qui suivent ont déjà été exposées (MOREL & VASSILIADES, 1963, 343).

La souche naturelle de Rh.sanguineus est ditrope; les adultes sont exophiles et parasitent aussi fréquemment les herbivores domestiques et sauvages que les carnivores; les préimagos sont endophiles et évoluent dans les terriers.

La souche domestique est pratiquement devenue monotrope; le repas sur la même espèce d'hôte à tous les stades semble moins favorable à l'évolution de la tique que les repas successifs de la souche sauvage sur des mammifères d'ordre différent. Les modifications morphologiques de la souche domestique vont dans le sens d'une réduction de taille et d'une moindre chitinisation.

Ce Rh.sanguineus monotrope est devenu endophile ou semi-endophile, dans les conditions des gîtes que propose au chien et à la tique la cohabitation avec l'homme. Il pourra s'agir des niches ou des chenils, de certaines pièces des logements humains où se tient le chien, des alentours des habitations avec jardin ou des alentours des fermes et des villages. Il est évident que selon le type climatique, les situations extérieures sont plus ou moins favorables à l'espèce, qui dans des conditions de trop faible température ou trop forte humidité sera confinée à l'intérieur des constructions.

Dans cet habitat domestique ou péri-domestique peut apparaître un parasitisme tertiaire, qui intéressera les rongeurs en ce qui concerne les immatures et le bétail, le hérisson ou des carnivores comme le gorille et le renard, quand il s'agit des adultes. Dans ces conditions, les infestations des animaux domestiques, et notamment de l'âne et du cheval, doivent être interprétées en fonction de la présence du chien et de la tique dont il est l'hôte principal.

La prolifération de Rh.sanguineus à l'intérieur des habitations humaines peut être considérable et devenir un fléau; le phénomène est très fréquent dans les villes côtières de la zone intertropicale ou des régions pré-tropicales; certains immeubles ou certaines villas de Dakar ou d'Abidjan, par exemple, sont parasitées en permanence, surtout dans le cas de bâtiments relativement anciens, dans lesquels des chiens ont été logés à plusieurs reprises.

En Egypte, Rh.sanguineus présente deux races; la souche urbaine attaque seulement les chiens et ne se trouve que dans les agglomérations, aussi bien sur la côte maritime ou sur le fleuve que dans les oasis, mais elle est toujours très localisée alors que les divers Hyalomma qui habitent les mêmes zones ne le sont pas. Les infestations sont parfois tellement importantes que certaines maisons du Caire grouillent littéralement de tiques (HOOGSTRAAL, 1956 : 708).

En Afrique orientale, Rh.sanguineus semble un parasite des habitations plutôt qu'un parasite extérieur; il est cependant rarement trouvé fixé sur l'homme; son habitat en fait surtout une tique du chien; il se retrouve parfois en grand nombre sur les boeufs qui paissent librement à l'intérieur des agglomérations, à la recherche de toute végétation disponible (ROBERTS, 1935, 1-22). Au Kenya, Rh.sanguineus est absent des huttes des populations masai, quoique des chiens domestiques y habitent; en fait, le parasitisme est surtout abondant dans les agglomérations où vivent les européens et leurs chiens; les pontes et les pupaisons ont lieu au sol ou en bas des murs, dans les fentes des boiseries, les crevasses du plâtre ou du ciment ou les infractuosités des pierres; les gîtes à l'extérieur sont analogues et sont le plus souvent situés dans les murs ou sous les pierres libres sur le sol (LEWIS, 1934, 1-67; 1939, 261).

Au Botswana, chez certaines peuplades dont les mêmes pièces d'habitation servent à la fois à abriter les bêtes et les gens, Rh.sanguineus parasite non seulement le chien, mais tous les herbivores domestiques qui vivent avec lui : boeuf, chèvre, mouton, cheval (THEILER in HOOGSTRAAL, 1956 : 698).

Dans les savanes soudaniennes de l'Ouest-Africain, les ânes et les chevaux peuvent présenter plusieurs espèces du groupe de Rh.sanguineus, celles qu'ils rencontrent dans leurs déplacements dans les zones de culture ou en brousse (Rh.guilhoni, Rh.sulcatus) et le véritable Rh.sanguineus, avec qui ils sont en contact au village même, dans les cours des habitations, dans les écuries, les remises, etc.

En Azerbaïdjan, Rh.sanguineus est la seule tique trouvée dans la ville même de Baku, surtout sur le chien; les gîtes des nymphes et des femelles gorgées sont constituées par les fissures des murailles ou du sol, les espaces entre les marches, etc. (ELPATHEVSKII, 1934, 127).

En Crimée, Rh.sanguineus existe dans toutes les agglomérations de la zone côtière, aussi bien que dans les steppes ou les forêts de basse ou moyenne altitude, sans que cette distribution traduise une dépendance de l'espèce vis-à-vis des conditions climatiques ou écologiques (LEIBMAN & KLYOŠKINA, 1962, 1162).

En France méditerranéenne, Rh.sanguineus est établi aussi bien dans les maisons que dans les jardins environnants ou les diverses dépendances à usage agricole ou commercial; en France moyenne, le gîte est restreint à l'intérieur des constructions.

En Amérique du nord, l'habitat particulier de Rh.sanguineus et son parasitisme sur le chien ont favorisé son installation sous des climats à hiver très froid, pourvu que les étés soient chauds; ainsi, aux U.S.A., Rh.sanguineus, qui n'était connu que du Texas au début du siècle (BANKS, 1908, 1-60, Rh.texanus), a envahi la plus grande partie du territoire en 50 ans (BISHOPP & TREMBLEY, 1945, 1-54).

Climatologie

La distribution de l'espèce naturelle correspond aux climats subdésertiques recevant moins de 250 mm de pluies annuelles; dans la steppe à alfa, les pluviosités peuvent atteindre 400 mm.

Cette adaptation à la sécheresse a été précisée par certaines observations de FELDMAN-MUHSAM (1962, 460). A 18°C, par 80 p.100 d'humidité relative, la longévité moyenne des larves est de 78 jours; par 20 p.100 d'humidité relative pour une température donnée, la longévité est réduite en moyenne de 1/24; les larves de Rh.sanguineus sont cinq fois plus résistantes que celles de Rh.secundus (= Rh.turanicus). Pour les nymphes, à 18°C, par 90 p.100 d'humidité relative, la survie moyenne est de 177-178 jours, la survie maximale dépasse 300 jours. Dans les meilleures conditions (froid à 90 p.100 d'humidité relative), la survie des adultes atteint 408 jours; par 20 p.100 d'humidité relative, elle n'est que de 23 jours. En chaleur humide, les adultes résistent moins longtemps au jeûne que Rh.secundus; c'est le seul cas d'ailleurs où cette espèce est plus résistante que Rh.sanguineus qui supporte beaucoup mieux la sécheresse dans toutes les autres conditions pendant l'hiver palestinien (18°C par 70 p.100 d'humidité relative), la longévité de Rh.sanguineus est de 2 à 5 fois plus longue à tous les stades que celle de Rh.secundus.

Du point de vue de la température, Rh.sanguineus montre une thermophilie très prononcée; sa distribution naturelle le situe dans des zones correspondant à un minimum moyen de 30°C en juillet et de 10 à 20°C en janvier. Dans ses habitats domestiques, il est évidemment moins dépendant de la température ambiante mais il semble cependant limité dans son extension lorsque la température moyenne de janvier est égale ou inférieure à 5°C et celle de juillet à 22°C.

RHIPICEPHALUS SCULPTUS Warburton, 1912

(carte n°50)

Rh.sculptus, du fait de son appartenance au groupe de Rh.appendiculatus, devrait être monotrope exophile; en réalité sa biologie n'est pas connue. Les adultes sont associés aux ongulés dans les savanes subtropicales rhodésiennes. C'est une espèce rare.

RHIPICEPHALUS SENEGALENSIS Koch, 1844; Zumpt, 1950

(carte n°40)

Rh.senegalensis présente un cycle triphasique ditrope. Quelques récoltes de stades préimaginaux sont connus de rongeurs Myomorphes et

Sciuromorphes. La liste des hôtes des adultes comprend la plus grande partie des ongulés et carnivores des savanes d'Afrique centro-occidentale; il faut y ajouter le parasitisme occasionnel sur aulacode, porc-épic, oryctérope, pangolin. Au cours du cycle, les stades sont successivement endophiles et exophiles.

Habitat

La distribution de Rh.senegalensis est continue et régulière dans les savanes boisées guinéo-oubanguiennes et les mosaïques forêt-savane guinéennes et oubanguiennes; dans les savanes boisées subtropicales sud-soudaniennes, l'espèce est irrégulièrement abondante et semble associée aux formations relativement boisées ou aux forêts claires; dans les savanes boisées nord-soudaniennes, l'espèce est ordinairement absente, remplacée par Rh. groupe simus, sauf en quelques zones à microclimat humide, comme les palmeraies de niayes de la côte du Sénégal; les récoltes de Rh.senegalensis en Afrique orientale se placent dans les savanes boisées équatoriales d'altitude; il est d'ailleurs possible qu'il s'agisse de confusion avec des exemplaires de Rh.longus faiblement ponctués; cette confusion est vraisemblable quand il s'agit des Rh.senegalensis cités des savanes subtropicales rhodésiennes.

C'est dans les savanes guinéo-oubanguiennes de basse altitude de l'Ouest-Africain que Rh.senegalensis présente son habitat normal; à l'est de la chaîne du Cameroun et de l'Adamaoua, l'espèce est moins abondante, quoique dans des conditions climatiques analogues à celles de l'Ouest-Africain; la seule différence consiste en une relative altitude, de 500 à 1.000 m sur toute la périphérie du bassin du Congo et de ses affluents, c'est-à-dire toutes les formations montagneuses du pourtour de la cuvette congolaise. Il est remarquable que c'est dans cette région exactement que Rh.longus présente son habitat typique; les deux espèces cohabitent, mais l'une domine nettement l'autre du point de vue numérique; Rh.senegalensis apparaît comme localisé, dans des conditions limites d'existence en comparaison de l'importance des populations de l'Ouest-Africain (MOREL, 1965, 681; MOREL & VASSILIADES, 1965, 619; VASSILIADES, 1964, 71).

Microhabitat

Les adultes exophiles de Rh.senegalensis se tiennent dans la couverture herbacée; dans les parties les plus sèches de leur aire de distribution, ils sont associés aux zones à végétation plus dense, alors que Rh.muhsamae se trouve dans les savanes ouvertes de ces mêmes zones, qui représentent pour lui au contraire les parties les plus humides de son aire d'extension.

Les préimagos sont endophiles et parasitent les petits rongeurs.

En Afrique orientale, Rh.senegalensis semble confiné aux régions humides et densément boisées (HOOGSTRAAL, 1956 : 757).

Climatologie

Rh.senegalensis ne devient abondant dans l'Ouest-Africain qu'au-delà d'un minimum de 1.000 mm de pluies annuelles réparties sur au moins 5-6 mois; en-dessous de cette valeur il se retrouve cependant sous des microclimats côtiers humides, comme dans les palmeraies de niayes du Sénégal; il disparaît par plus de 2.000 mm de pluies.

La faible altitude du pourtour de la cuvette congolaise explique d'une façon insuffisante la raréfaction de l'espèce en fonction de la climatologie.

RHIPICEPHALUS SIMPSONI Nuttall, 1910

(carte n°45)

Rh.simpsoni est spécifique à tous les stades de l'aulacode, rongeur caractéristique de la faune africaine et très anciennement attesté sur le continent. La tique fait donc partie des quelques Rhipicephalus devenus spécifiques.

Rh.simpsoni a la même distribution que son hôte en Afrique inter-tropicale. Dans la sous-région centro-occidentale, il est présent dans les savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes et, plus localisé, dans les savanes subtropicales sud-soudaniennes; dans la sous-région centro-orientale, il est signalé des savanes subéquatoriales congolaises et katangaises, des savanes équatoriales d'altitude, puis des savanes subtropicales rhodésiennes (non citée des angoliennes) et des savanes tropicales australes typiques et du Transvaal, ainsi que de la végétation côtière du Mozambique.

Le monotropisme de Rh.simpsoni a comme conséquence une endophilie totale par rapport au gîte de l'aulacode, qui établit ses terriers dans les fourrés à proximité des cultures ou près des cours d'eau.

Rh.simpsoni et son hôte n'existent que dans les régions humides ou relativement humides présentant un minimum pluviométrique de 1.000 à 1.250 mm annuels, réparti suivant un régime subéquatorial ou équatorial, c'est-à-dire sur plus de 6 mois par an.

La différenciation de Rh.simpsoni remonte à la fin du Tertiaire; sa distribution très large le fait supposer, d'autant plus que son hôte était déjà en place à l'arrivée des Rhipicephalus sur les ongulés. Il pourrait représenter un descendant direct de la souche d'origine, car sa morphologie est très simple, tandis que celle des autres Rhipicephalus a évolué en même temps que le fonds des ruminants provenant d'Asie. En fait Rh.simpsoni apparaît comme primitif, très peu différencié, caractérisé plutôt par l'absence des diverses particularités morphologiques qui permettent la diagnose des autres Rhipicephalus. C'est l'association très ancienne avec l'aulacode qui semble avoir stabilisé très tôt sa morphologie.

RHIPICEPHALUS SIMUS Koch, 1844

(carte n°39)

La distribution de Rh.simus recouvre les savanes et steppes d'Afrique orientale et australe. Il est remplacé en Afrique centro-occidentale par Rh.muhsamae; toutes les références anciennes de Rh.simus concernant cette sous-région représentent Rh.muhsamae (MOREL & VASSILIADES, 1965, 619).

Rh.simus est de cycle parasitaire triphasique ditrope. Les stades préimaginaux évoluent sur rongeurs Myomorphes et Sciuromorphes, sur léporides et sur insectivores Macroscelididae; accessoirement sur damans, carnivores, rarement sur les ongulés. Les adultes en sont signalés pratiquement de tous les ongulés et carnivores sur son aire d'extension, ainsi que sur primates, pangolins, oryctéropes, porcs-épics, aulacodes.

Habitat

En Afrique australe, Rh.simus est présent dans le low veld, où il est abondant; il est disséminé et rare dans le maquis du Cap; dans le high veld, il n'est présent qu'à l'est; il est régulièrement distribué dans la savane à épineux (tree and thorn forest) et la savane boisée à brousse (tree and bush veld); il est absent du middle veld et du Karroo (THEILER, 1962 : 138).

En Afrique orientale, Rh.simus est représenté dans les différentes formations végétales, à diverses altitudes, mais il est surtout abondant dans la zone d'association de Rhipicephalus pravus - Amblyomma gemma (WILSON, 1953, 287).

L'espèce est signalée en altitude jusqu'à 1.680 m au Rwanda-Burundi (SCHOENAERS, 1951, 117; 1951, 371), jusqu'à 1.800 m au Kenya (NEUMANN, 1913, 25).

En Tanzanie, Rh.simus est présent depuis la côte jusqu'à 1.800 m (6.000 ft) dans tous les types de végétation, principalement dans les step-pes masai et de l'Usukuma, dans les communautés de montagne et dans les savanes rhodésiennes; il est moins abondant dans la végétation côtière et dans les savanes tropicales basses de Rufiji (YEOMAN & WALKER, 1967 : 163).

Au Kenya, Rh.simus est particulièrement abondant dans les régions humides, à climat chaud dans la végétation côtière, à climat plus frais dans les savanes d'altitude; il est moins abondant, mais toujours commun dans les savanes sèches et chaudes de l'est et du nord-est (WILEY, 1953, 1-6).

Au Sudan, Rh.simus est fréquent dans le sud, domaine qui correspond aux savanes boisées humides; il se raréfie aux approches des steppes du nord. A la Côte des Somalis, il n'existe que dans des conditions locales particulières. Au Yemen, Rh.simus n'est trouvé qu'en altitude, de 3.500 à 7.000 pieds (1.050-2.100 m) dans les régions humides et tempérées (HOOGS-TRAAL, 1956 : 748).

L'ensemble de la distribution de Rh.simus comprend les zones biogéographiques suivantes :

- végétation de montagne d'Ethiopie et du Yemen;
- steppes boisées xérophytes somaliennes et fourrés éthiopiens, step-pes boisées xérophytes et fourrés de l'Itigi;
- savanes boisées équatoriales orientales d'altitude, prairie de mon-tagne intertropicale d'Afrique;
- savanes boisées subtropicales rhodésiennes et angoliennes;
- savanes boisées tropicales australes typiques et à mopané;
- mosaïque côtière forêt-savane orientale, du Natal au Kenya;
- prairies tempérées australes du low veld et du high veld;
- maquis du Cap.

Rh.simus est absent des steppes sahéliennes et des savanes souda-niennes, remplacé dans ces zones par une espèce très voisine, Rh.muhsamae.

Dans les savanes guinéennes et oubanguiennes, dans les mosaïques forêt-savane correspondantes, Rh.simus et son vicariant ouest-africain sont remplacés par Rh.senegalensis; ce dernier et Rh.simus peuvent coexister dans les savanes boisées d'altitude.

Du sud au nord de son aire d'extension, les populations de Rh.simus semblent homogènes et représentent réellement une seule espèce; cette unité

est remarquable, sur plusieurs milliers de kilomètres de distance, en regard de la diversité des entités taxonomiques différentes dans le groupe de Rh. capensis. Ce fait devrait faire l'objet de vérifications ultérieures, à la lumière des nouveaux critères morphologiques utilisés à l'heure actuelle et notamment la structure du gonopore de la femelle.

Microhabitat

Les adultes de Rh. simus sont exophiles.

Au Kenya, ils constituent l'espèce la plus également distribuée et la moins influencée par les conditions climatiques; il est présent de la zone côtière jusqu'à des altitudes de 11.000 pieds (3.300 m); les adultes à l'affût de l'hôte se tiennent à la surface de la végétation basse, et seulement dans les savanes boisées ou les forêts claires (au contraire de Rh. appendiculatus et de Amblyomma variegatum qui, dans les régions humides, sont associés aux formations ouvertes) (LEWIS, 1931, 151; 1932, 175).

Les hôtes des préimagos sont dans la plupart des cas les petits rongeurs; les larves et les nymphes gorgées, les nymphes et les adultes à jeun se tiennent dans les terriers; on ne sait pas si les larves après l'éclosion recherchent spécialement ce gîte ou si elles abordent le rongeur dans ses déplacements sur le sol et sur lequel elles sont ramenées au terrier; il semble peu probable que ce soit la femelle gorgée qui recherche les terriers comme gîte de ponte. Les immatures sont plus abondants dans les galeries proches de la surface du sol (du type des terriers d'Arvicanthis niloticus) que dans les galeries profondes (du type des terriers de Mastomys coucha) (ROBERTS, 1935, 1-22).

Au Sudan, les terriers des hôtes des immatures de Rh. simus sont de structure très différente, plus ou moins profonds et plus ou moins complexes, situés sous les graminées ou sous les buissons, dans les crevasses de rochers, les chaos, les pierrailles ou dans la litière végétale, à même le sol, etc. (HOOGSTRAAL, 1956 : 749).

Le type de terrier occupé et la profondeur à laquelle se tiennent les préimagos à l'intérieur de celui-ci ne sont pas définis en fonction de la nature spécifique du rongeur qui l'habite, mais en rapport avec les conditions microclimatiques les plus favorables que peut choisir Rh. simus dans son domaine d'activité, compte tenu du climat général qui règne sur une aire donnée, dans chaque zone climatique ou biogéographique, l'habitat

des larves et des nymphes sera adapté aux conditions offertes par les divers terriers possibles; suivant chacune des zones, le type de gîte le plus favorable sera différent.

Climatologie

La distribution de Rh.simus en Afrique australe correspond à des moyennes de précipitation allant de 20 à 30 inches par an (500-750 mm); la distribution clairsemée dans le maquis du Cap peut s'expliquer par des conditions microclimatiques locales plus favorables que ne le laisse supposer le climat général de cette zone; dans les prairies, il ne subsiste que par les plus fortes pluviosités, ce qui est en relation avec l'absence de l'élément protecteur vis-à-vis de l'évaporation, que constituent les arbres; il n'existe pas dans le high veld central et occidental, à 20-35 inches (500-875 mm) mais est présent à l'est de cette zone qui reçoit plus de 40 inches de pluies annuelles (1.000 mm); inversement dans la brousse du bankenveld (tree and bush veld) Rh.simus peut se maintenir, quoiqu'il présente une distribution éparse et très localisée, par 15-20 inches de pluviosités annuelles (375-500 mm) (THEILER, 1962: 138).

Au Sudan, la plupart des régions où existe Rh.simus reçoivent de 20 à 50 inches de pluies par an (500-1.250 mm) en une seule période; la saison sèche dans ces régions est longue et forte (HOOGSTRAAL, 1956 : 748).

En Tanzanie, ses exigences sont difficiles à préciser, car sa distribution s'étend entre les isohyètes des 500 et des 1.500 mm annuels (20-60 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 163).

Au total, la plus grande partie de la distribution de Rh.simus est située entre les isohyètes de 500 et de 1.000 mm, du sud au nord de son aire d'extension; il est représenté cependant dans des régions plus humides, mais semble disparaître au-delà d'un maximum de 1.250 mm annuels.

RHIPICEPHALUS SULCATUS Neumann, 1908

(carte n°36)

Rh.sulcatus, hôte naturel des savanes d'Afrique occidentale et orientale, y représente le groupe de Rh.sanguineus, avec lequel il a été confondu très souvent jusqu'à une date récente (MOREL & VASSILIADES, 1963, 343).

Les préférences d'hôtes sont les mêmes que pour la plupart des espèces du groupe; Rh.sulcatus présente un cycle triphasique ditrope; les

les préimagos se gorgent sur rongeurs Myomorphes; ils ont été parfois rencontrés sur chien; les adultes infestent les ongulés, les léporides, les carnivores et les hérissons.

Des représentants certains de cette espèce ont été personnellement examinés en provenance d'Afrique occidentale et orientale; il n'a pas été possible de savoir ce que représentent réellement les Rhipicephalus rapportés comme Rh.sulcatus ou comme Rh.sanguineus sensu lato du bétail ou des ongulés sauvages d'Afrique australe; peut-être le véritable Rh.sulcatus, mais ce n'est pas encore certain.

Sur la carte de distribution, à côté des symboles se référant à Rh.sulcatus, ont été placées des références de Rh.sanguineus sensu lato sur ongulés domestiques ou sauvages qui représentent certainement une autre espèce que Rh.sanguineus; suivant les zones phytogéographiques, ces références ont été interprétées comme des Rh.sulcatus ou des Rh.guilhoni; dans le cas des savanes nord-soudaniennes, il est pas possible de décider.

Des Rh.secundus du Yemen ont été provisoirement rapportés à Rh.sulcatus; mais il est également possible qu'il s'agisse d'une espèce du groupe de Rh.sanguineus habitant les steppes somalo-masaï (peut-être le Rhipicephalus n°2 de l'Uganda).

La distribution de Rh.sulcatus au moins sur deux sous-régions d'Afrique éthiopienne fait supposer qu'il s'agit là d'une espèce d'évolution et de dispersion plus ancienne que pour la plupart des autres Rhipicephalus; en particulier Rh.sulcatus est très apparenté morphologiquement à Rh.turanicus d'Eurasie mésogéenne, encore plus ancien du fait de sa situation paléarctique pré-tropicale; c'est une population dérivée et isolée depuis de ce dernier, évoluant en Afrique éthiopienne, qui aurait donné Rh.sulcatus, ceci à la fin du Tertiaire.

Habitat

En Afrique occidentale, la distribution normale de Rh.sulcatus se situe dans les savanes boisées subéquatoriales guinéennes et dans la mosaïque forêt-savane correspondante, ainsi que dans la mosaïque forêt-savane congolienne. Dans les savanes boisées subtropicales sud-soudaniennes, la distribution est relativement régulière. Dans les savanes boisées tropicales nord-soudaniennes par contre, il n'existe plus que des populations clairsemées, alors que l'ensemble de la zone correspond à l'habitat de Rh.guilhoni. Dans la répartition respective de ces deux espèces, le passage du type subtropical au type tropical semble être déterminant, compte tenu du boisement local des savanes. Le phénomène est comparable aux différences de distribution entre Rh.senegalensis et Rh.muhsamae; dans ce dernier cas, le passage est plus progressif et les savanes sud-soudaniennes constituent

une zone intermédiaire, tandis que la limite entre Rh.sulcatus et Rh.guilhoni est plus précise et correspond au passage de la végétation sud-soudanienne à la végétation nord-soudanienne. (MOREL & VASSILIADES, 1963, 343).

En Tanzanie, les récoltes de Rh.sulcatus dans sa conception la plus stricte se placent dans les communautés de montagne et dans les savanes rhodésiennes; dans sa totalité, l'espèce doit occuper un territoire plus vaste, largement distribué dans les savanes rhodésiennes et des savanes tropicales basses, correspondant à la plupart des Rh.sanguineus sensu lato cités du bétail ou des mammifères sauvages (YEOMAN & WALKER, 1967 : 165 et 156-159).

En Afrique orientale, la distribution ne peut être qu'une supposition, en raison du fait que le nom de Rh.sulcatus n'y a été appliqué qu'à une fraction restreinte de la population considérée aujourd'hui comme représentative dans son ensemble de cette espèce; il est vraisemblable que la plupart des références citées sous le nom de Rh.sanguineus et relatives à des récoltes sur la faune sauvage, représente Rh.sulcatus.

Dans ces conditions, la distribution probable de Rh.sulcatus recouvre les zones suivantes : savane boisée équatoriale orientale d'altitude, prairies de montagnes intertropicales d'Afrique (massif éthiopien et Chaîne des Lacs), mosaïque côtière orientale forêt-savane, savane boisée subtropicale rhodésienne, savanes boisées subtropicales et subéquatoriales angoliennes, savane boisée tropicale australe (formations typiques et à mopané).

Microhabitat

Les adultes de Rh.sulcatus sont exophiles; ils habitent aussi bien la savane boisée très ouverte dans les zones subéquatoriales, que les forêts sèches claires soudanienne; les affinités avec les diverses densités de formations végétales sont en rapport avec l'hygrométrie ambiante de la zone considérée.

Les larves et les nymphes sont endophiles et habitent les terriers de rongeurs.

Climatologie

Rh.sulcatus est une espèce relativement ou nettement hygrophile; son extension coïncide avec celle des pluviosités égales ou supérieures à 1.000 mm annuels, réparties sur plus de 5 mois; des populations restreintes existent en-dessous de cette valeur, dans des conditions microclimatiques

particulièrement favorables, telles que les palmeraies côtières du Sénégal ou les boisements riverains des fleuves et des petits cours d'eau.

RHIPICEPHALUS SUPERTRITUS Neumann, 1907

(carte n°43)

Seuls les adultes de Rh.supertritus sont connus; ils ont été récoltés sur de nombreux ongulés domestiques et sauvages; le buffle de savane semble très souvent infesté, ce qui traduit une association avec des formations végétales denses et humides. D'après ses affinités avec Rh.appendiculatus, on peut supposer que Rh.supertritus est monotrope et exophile à tous les stades.

Habitat

Sa distribution comprend les communautés de montagne d'Afrique orientale, les savanes orientales d'altitude, les savanes subtropicales rhodésiennes (localisé aux formations riveraines), la mosaïque côtière du Zululand. Elle s'inscrit à l'intérieur de celle de Rh.appendiculatus, mais Rh.supertritus est plus rare; de toute façon, il semble absent des savanes subéquatoriales katangaises, des savanes tropicales australes et du Transvaal, des prairies d'altitude d'Afrique australe. Ces différences doivent résulter de leurs exigences microclimatiques respectives; dans les zones où ils cohabitent, Rh.appendiculatus se tient à la surface du tapis graminéen des savanes boisées, tandis que Rh.supertritus est confiné aux formations denses; dans les zones plus sèches où Rh.appendiculatus est seul en place il est à son tour localisé aux formations denses.

En Tanzanie, Rh.supertritus est associé uniquement avec les savanes rhodésiennes, sur le plateau, jusqu'à 1.200-1.500 m (4.000-5.000 ft) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 167).

Microhabitat

Les adultes de Rh.supertritus sont exophiles; la rareté de l'espèce fait que les exigences microclimatiques sont difficiles à préciser en fonction du faciès de la végétation.

Climatologie

Rh.supertritus est une espèce relativement hygrophile et la plupart des localités de récoltes correspondent à des pluviosités supérieures à 1.000 mm annuelles; l'espèce, d'autre part, s'accommode de climats tropicaux ou équatoriaux à condition qu'ils présentent plus de 6 mois plus vieux par an.

En Tanzanie il doit subsister dans des conditions locales plus favorables, car ses récoltes correspondent à des pluviosités de 500-925 mm par an (20-35 inches) (YEOMAN & WALKER, 1967 : 167).

RHIPICEPHALUS (HYPERASPIDION) THEILERI Bedford & Hewitt, 1925

(carte n° 34)

Hormis quelques particularités spécifiques, la morphologie générale rapproche Rh.theileri de Rh.armatus et Rh.cuspidatus. Les trois espèces ont un certain nombre de points communs qui les distinguent de tous les autres Rhipicephalus sensu stricto, et leurs distributions sont remarquablement complémentaires, chacun dans une sous-région d'Afrique éthiopienne.

Rh.theileri semble associé à tous les stades à des mammifères de terriers ou de gîtes très abrités; dans la liste des hôtes connus, il s'agit surtout de carnivores, puis de hérissons, de l'écureuil terrestre du Cap (Geosciurus inauris : hôte également des immatures); les larves et les nymphes ont été par ailleurs récoltées sur rongeurs Myomorphes.

Il se pourrait que l'écureuil terrestre représente l'hôte normal de Rh.theileri, et le parasitisme sur les carnivores se réaliserait lorsqu'ils fouilleraient le terrier du rongeur ou lorsqu'ils le mangeraient. Dans ce cas, Rh.theileri serait spécifique de l'écureuil terrestre.

Dans sa distribution, Rh.theileri apparaît comme xérophile; il est présent dans le faux Karroo, le Karroo côtier et les steppes xérophytes du Kalahari.

Tous les stades de Rh.theileri sont endophiles.

RHIPICEPHALUS TRICUSPIS Doenitz, 1906

(carte n°41)

On confond souvent sous ce nom le véritable Rh.tricuspis d'Afrique australe et Rh.lunulatus Neumann, 1907 des savanes d'Afrique occidentale et orientale. Cette assimilation se base sur une ressemblance des plaques adanales des mâles. En fait, les structures de ces plaques ne sont pas identiques dans les deux espèces; Rh.lunulatus présente des sclérifications sous-anales chez le mâle, qui n'existent pas chez Rh.tricuspis; les proportions du scutum et l'aspect du gonopore sont différentes chez les femelles; Rh.lunulatus se classe dans le groupe de Rh.sinus; Rh.tricuspis serait plutôt à rapprocher du groupe de Rh.pravus. Le problème serait simple si on était sûr que Rh.lunulatus est une espèce centro-occidentale et orientale, et Rh.tricuspis proprement austral, mais ce n'est pas le cas. Il semble notamment que THEILER (1947, 243; 1962 : 146) a eu affaire aux deux espèces.

C'est dire que si la distribution de Rh.lunulatus peut être établie en ce qui concerne l'Afrique occidentale et orientale, il n'en est pas de même pour l'Afrique australe et les distributions comparées des deux espèces ne peuvent même pas être esquissées. L'interprétation des reports sur carte des références de ce Rh.tricuspis sensu THEILER est conjecturale, en l'absence d'un réexamen des exemplaires cités sous ce nom.

Les adultes des récoltes certaines de Rh.tricuspis sont associés aux ongulés, carnivores, hérissons et léporides, ainsi qu'au bétail.

Les références précises de Rh.tricuspis le situent dans les steppes du Kalahari, dans les savanes tropicales du Transvaal et dans la végétation côtière du Mozambique et du Zululand. Par ailleurs des Rh.tricuspis correspondant vraisemblablement à cette espèce se placent dans le faux Karroo et les prairies du low veld. En revanche il n'est pas possible de décider de l'appartenance spécifique réelle des exemplaires cités sous ce nom de Namibie, car ils correspondent surtout aux savanes tropicales australes et à la limite des steppes du Kalahari, qui peut constituer une zone de passage entre le vrai Rh.tricuspis et Rh.lunulatus. On sait que ce dernier est présent dans le Ngamiland (Botswana) et au sud du Save (Mozambique), dans les savanes tropicales australes typiques et à mopané.

Habitat

Rh.tricuspis est une espèce typique d'Afrique australe. Les références en dehors de cette région doivent être rapportées à Rh.lunulatus avec lequel il est souvent confondu.

L'habitat de l'espèce correspond pour la majorité des références aux savanes boisées tropicales australes typiques (tree and thorn forest) ou à mopané (tree and bush veld). Des références éparses se situent dans la steppe boisée xérophYTE australe (thorn country) et dans le maquis du Cap; les localités dans la mosaïque côtière australe forêt-savane ou dans la bordure orientale du low veld représentent des populations nettement plus hygrophiles, qui sont peut-être réellement des Rh.tricuspis, mais peut-être aussi des éléments méridionaux du véritable Rh.lunulatus.

Du Mozambique à l'Angola, l'habitat de Rh.tricuspis correspond aux savanes boisées tropicales australes ou à mopané, en formations étendues ou enclavées dans les savanes boisées rhodésiennes.

Microhabitat

Les adultes de Rh.tricuspis sont exophiles. Les immatures qui ont été récoltés sur de petits rongeurs sont endophiles et habitent les terriers de leurs hôtes.

Climatologie

Les références concernant les savanes boisées tropicales australes correspondent à des pluviosités allant de 10 à 20 inches par an (250-500 mm); le low veld et la mosaïque côtière du Natal re oivent de leur côté 25 à 30 inches de pluies (625-750 mm); cette différence provient peut-être du fait qu'il s'agit de Rh.lunulatus.

Du Mozambique à l'Angola, les savanes australes reçoivent de 400 à 750 mm de pluies annuelles.

RHIPICEPHALUS TURANICUS Pomerancev & Matikašvili, 1940
(carte n°36) = Rh.secundus Feldman-Muhsam, 1952

Rh.turanicus est une espèce du groupe de Rh.sanguineus; son aire de distribution est paléarctique mésogéenne; elle est la représentante du groupe dans le maquis méditerranéen et dans les steppes semi-désertiques arabo-persiques, les steppes caucasiennes et les steppes touraniennes. Il est morphologiquement apparenté à Rh.sulcatus des savanes d'Afrique éthiopienne; il est possible que les deux taxons soient en rapports subsécifiques.

Rh.turanicus est cité du fait de sa présence en Afrique méditerranéenne et au Proche-Orient; il parasite habituellement, selon les stades, les rongeurs de terriers ou les carnivores et ongulés domestiques et sauvages dans les conditions naturelles. Il a été très souvent confondu avec Rh.sanguineus et rapporté sous ce nom. (MOREL & VASSILIADES, 1963, 343).

RHIPICEPHALUS ZIEMANNI Neumann, 1904

(carte n°38)

Il s'agit ici de Rh.ziemanni au sens strict, distinct de Rh.aurantiacus habituellement considéré comme un synonyme. La morphologie des adultes et les préférences d'hôtes sont cependant bien distinctes.

Rh.ziemanni se place aisément dans le groupe de Rh.sanguineus. La morphologie et la biologie de ses préimagos ne sont pas connues. On peut tout juste supposer qu'il s'agit d'une espèce triphasique ditrope. Les adultes infestent pratiquement tous les ongulés et carnivores de forêt ou des savanes voisines, parfois l'homme et les singes.

La distribution de Rh.ziemanni s'établit fondamentalement dans la forêt ombrophile équatoriale; par les galeries riveraines et les boisements denses, il pénètre dans les savanes subéquatoriales guinéo-oubanguiennes, congolaises et katangaises; il existe également en bordure des communautés de montagne du Kivu, sur le versant ouest.

Habitat

Rh.ziemanni est le Rhipicephalus le plus représentatif de la forêt équatoriale humide d'Afrique occidentale et centrale, ainsi que des mosaïques forêt-savane guinéo-oubanguiennes et congoliennes; il l'est au même titre que Haemaphysalis parvata, Amblyomma cuneatum et certains Ixodes de forêt. En dehors de la distribution indiquée, il peut se retrouver dans les zones voisines, dans des enclaves forestières ou des forêts-

galeries, notamment dans les savanes boisées équatoriales d'altitude ou dans les savanes boisées subtropicales rhodésiennes du Katanga.

Microhabitat

Le comportement et le nombre des hôtes parasités par les adultes de Rh.ziemanni indiquent que l'espèce est associée en forêt dense, à la végétation sur sol ferme, et non aux abords des cours d'eau ou aux formations marécageuses comme Rh.complanatus.

Les adultes sont exophiles; on ne peut que supposer l'endophilie des stades préimaginaux.

Climatologie

L'aire de distribution de Rh.ziemanni correspond, du point de vue microclimatique, aux sous-bois de la forêt dense équatoriale ou des enclaves forestières de la mosaïque forêt-savane.

Le climat général de toute cette zone est typiquement équatorial et présente des pluviosités dépassant 1.500 mm par an, réparties sur plus de 7-8 mois pluvieux.

L'existence de Rh.ziemanni est entièrement liée à celle de ce type de forêt.

TABLEAU N° 1 DISTRIBUTION DES EXODIAE SENSU STRICTO

ZONES DE VEGETATION		VEGETATION																															
		A. astrion	A. cohaerens	A. cuneatum	A. eburneum	A. falsomarmoreum	A. gemma	A. hebraeum	A. lepidum	A. marmoreum	A. nocens	A. nuttalli	A. paulopunctatum	A. pomposum	A. personatum	A. rhinocerotis	A. sparsum	A. splendidum	A. sylvaticum	A. tholloni	A. variegatum	Amc. c. circumguttatus	Amc. circ. cunhasilvaei	Amc. rhinocerinus	C. hippotamense	Ap. arcanum	Ap. exornatum	Ap. flavomaculatum	Ap. latum	Ap. ochraceum	Ap. rondelliae	Ap. transversale	
31	sn																																
25	sn																																
25	ss																				+								+				
20	n											+								+	+		+						+	+			
17												+								+	+		+						+	+		+	
16	g		+									+						+		+	+		+						+	+		+	
16	ou	+	+									+						+		+	+		+						+	+		+	
7	g		+									+	+					+		+		+					+			+			
7	c		+									+	+					+		+		+					+			+			
31	so																															+	
25	so				+	+	+										+	+							+	+					+		
25	m		+		+	+	+		+								+	+		+	+				+	+			+		+		
21			+						+								+	+		+	+				+	+			+		+		
16	v		+	+						+							+	+		+	+		+		+			+		+			+
5			+														+	+			+				+			+		+			
3			+									+			+	+	+				+				+					+			
16	c	+		+								+						+		+	+		+							+			
16	a	+										+		+																+			
19												+		+											+								
16	k											+		+				+		+	+		+										
18												+		+		+	+			+	+				+			+		+			+
9	kt											+								+								+		+			
9	mz									+		+				+			+					+				+		+			+
20-22				+				+		+	+	+					+	+		+			+	+				+		+			
20	t			+			+		+		+								+						+			+		+			
25	k						+		+																+			+					
6	l						+																										
6	h								+																								
6	m																																
15							+		+										+														
30	c						+		+										+														
30	k								+																								
28									+																								
29																																	

TABLÉAU N° 2 DISTRIBUTION DES AMBLYOMMA, AMBLYOCENTOR, COSMIOMMA
et APONOMMA

ZONES DE VEGETATION	Rh.e.evertsi Rh.e.mineticus Rh.glabroscutatus Rh.cuspidatus Rh.arnatus Rh.theileri Rh.appendiculatus Rh.camelopardalis Rh.carnivorialis Rh.duttoni Rh.dux Rh.humeralis Rh.maculatus Rh.muehlensi Rh.nitens Rh.pulchellus Rh.sculptus Rh.supertritus Rh.arnoldi Rh.longiceps Rh.masseyi Rh.navei Rh.oculatus Rh.pravus Rh.punctatus Rh.tricusplis															
31sa																
25sn																
25ss	+															
20n	+															
17	+															
16g																
16ou					+			+		+						
7g																
7c								+								
31so																
25so	+								+						+	
25m	+					+			+	+				+	+	
21	+										+				+	
16v	+					+			+			+				
5	+					+						+				
3	+					+	+			+		+		+		+
16c		+						+								
16a		+						+								
19		+						+					+			
16k	+								+					+		
18	+					+				+	+		+	+		+
9kt	+					+								+		
9mz	+					+				+	+					
20-22	+	+				+									+	+
20t	+					+							+		+	+
25k	+	+				+									+	+
6l	+					+									+	
6h	+					+										+
6m	+					+							+		+	
15	+		+								+				+	
30c	+		+			+					+				+	+
30k	+		+									+			+	+
28																
29															+	

TABLEAU N° 4

DISTRIBUTION DES RHIPICEPHALUS

chiffres et lettres renvoient à la terminologie des zones de végétation

ZONES DE VEGETATION		Rh.aurantiacus	Rh.bequaerti	Rh.boueti	Rh.capensis s.str.	Rh.capensis est	Rh.capensis ouest	Rh.cliffordi	Rh.complanatus	Rh.compositus	Rh.deltoides	Rh.distinctus	Rh.follis	Rh.gertrudae	Rh.guilhoni	Rh.hurti	Rh.jeanneli	Rh.longicoxatus	Rh.longus	Rh.lunulatus	Rh.moucheti	Rh.muhsamae	Rh.planus	Rh.reichenowii	Rh.sanguineus	Rh.seregalensis	Rh.simpsoni	Rh.simus	Rh.sulcatus	Rh.ziemanni
31	sa																								+					
25	sn													+											+					
25	ss													+								+			+					
20	n		+											+						+		+			+	+			+	
17			+					+											+	+		+			+	+	+		+	
16	g		+					+												+	+	+			+	+	+		+	+
16	ou							+											+	+	+				+	+	+		+	+
7	g	+						+	+											+					+		+			+
7	c	+						+	+											+					+		+			+

31	so																								+					
25	so																	+							+			+		
25	m											+						+		+				+	+			+		
21																									+			+		
16	v							+	+										+	+				+	+	+	+	+	+	
5																									+			+	+	
3		+							+							+	+			+			+		+		+	+	+	
16	c							+											+	+				+		+	+	+	+	
16	a																							+			+	+	+	
19										+										+					+			+	+	
16	k									+									+						+			+	+	+
18										+	+								+	+				+	+		+	+	+	+
9	kt																		+	+				+	+			+	+	
9	mz																								+		+	+		
20-22							+					+								+				+	+					

20	t					+						+								?					+		+	+	+	
25	k					+	+					+								+					+		+	+	+	
6	l					+																			+			+		
6	h					+					+	+	+												+			+		
6	m					+						+													+			+	+	
15						+						+		+											+			+		
30	c					+	+					+													+			+	+	
30	k					+					+	+													+			+		
28						+								+											+					
29						+																			+			+		

TABLEAU N ° 5

DISTRIBUTION DES RHIPICEPHALUS (suite)

TROISIEME PARTIE

DISTRIBUTION DES TIQUES EN AFRIQUE ETHIOPIENNE

DISTRIBUTION DES TIQUES ET AIRES FAUNISTIQUES

La distribution des tiques Ixodidae et Amblyommidae, telle qu'elle a été commentée à propos de chaque espèce, en rapport principalement avec son habitat et les zones phytoclimatiques, est résumée dans les tableaux n°1-5; les zones de végétation y sont désignées par leur chiffre de la carte générale. Il y est déjà évident que chaque espèce a une distribution assez précise, soit par rapport aux sous-régions d'Afrique, soit par rapport à la végétation et au climat des formations où elle existe; celles qui s'étendent sur plusieurs sous-régions s'y retrouvent dans des formations équivalentes. De plus, dans l'étagement des diverses zones qui constituent une sous-région, on s'aperçoit que les espèces, chacune occupant plusieurs zones, sont associées entre elles ou au contraire se remplacent.

Le phénomène est plus net, et s'étudie avec plus de précision, si on établit les tableaux à l'échelle d'une sous-région ou d'une unité géographique naturelle. Il est justement intéressant de comparer les résultats obtenus dans des territoires plus ou moins vastes de chacune des trois sous-régions d'Afrique, et où ont eu lieu des enquêtes assez poussées; c'est-à-dire l'Union-Sud-Africaine, la Tanzanie et l'Ouest-Africain. Le nombre d'espèces à comparer est moins élevé, et leurs associations ont été mieux observées; de plus, la lecture des trois tableaux (n°6-8) permet déjà d'établir une communauté ou une différence de faunes. Le tracé symbolisant l'extension de chaque espèce est continu dans le cas des tiques exophiles (télotropes, ditropes ou monotropes) seulement sélectives. Dans le cas des endophiles ou cryptophiles, ou des exophiles spécifiques, la représentation par cercles traduit leur distribution localisée. Les tiques exophiles sélectives sont représentées par des rétrécissements triangulaires sur les marges de leur aire d'extension, par des cercles lorsqu'il ne s'agit plus que de populations limitées, isolées.

On constate qu'il est rare qu'une tique exophile à un stade se retrouve dans une seule zone phytogéographique, lorsque ces zones se succèdent en continuité, comme en Afrique occidentale. En Afrique orientale, au contraire, où interviennent des accidents de relief et de climat, des zones

de passages n'existent plus et la distribution de certaines espèces peut se trouver restreinte à une zone, sauf dans le cas de récolte sur ongulés en bordure des zones voisines, en dehors de la zone normale; ces apparences d'habitats atypiques sont fréquentes entre les savanes d'altitude orientales et communautés de montagne, et les steppes masai.

Habituellement, une espèce se distribue sur deux ou trois zones phytoclimatiques; dans l'une, la fréquence et l'abondance des populations est élevée; dans les steppes ou savanes immédiatement voisines, la distribution est localisée, soit dans les parties plus sèches, soit dans les parties plus humides suivant le climat dominant la zone, selon les différences avec celui correspondant aux conditions optimales pour l'espèce.

Dans l'étagement des zones phytoclimatiques, la distribution des diverses espèces de tiques met en évidence deux limites importantes :

1) le passage de la forêt ombrophile, des formations de montagne et des savanes équatoriales et subéquatoriales aux savanes subtropicales et tropicales;

2) le passage des steppes xérophytes moyennes aux steppes xérophytes accentuées.

Ces limites ont été reportées sur toutes les cartes de distribution dans le présent travail.

Associations d'espèces dans l'Ouest-Africain (tableau n°6)

Dans l'Ouest-Africain, les associations d'espèces sont les suivantes. Les steppes et savanes sèches sont le domaine par excellence des Hyalomma (H.dromedarii, H.impeltatum, H.r.rufipes, H.truncatum et H.impressum, classés par xérophilie décroissante); ils sont accompagnés dans les steppes sud-sahéliennes et les savanes nord-soudaniennes par quelques Rhipicephalus (Rh.guilhoni, Rh.muhsamae, Rh.e.evertsi); le cas de Rh.cuspidatus est particulier, car endophile dans les terriers de l'oryctérope, il se retrouve du sahel jusqu'aux savanes guinéennes; Haemaphysalis houyi de l'écureuil Xerus erythropus représente un cas analogue. Les savanes mésophiles et humides (soudaniennes et guinéennes) sont caractérisées par la présence d'Amblyomma variegatum, qui se retrouve en îlots au sahel et dans les clairières de forêt; il est accompagné par les Boophilus, qui se partagent quelque peu l'aire d'extension d'A.variegatum, B.decoloratus surtout distribué dans les savanes soudaniennes, B.annulatus et B.geigy dans les savanes guinéennes et sud-soudaniennes. A la zone de ces derniers Boophilus correspond celle de Rhipicephalus sulcatus, Rh.senegalensis et Haemaphysalis aciculifer. Les petits ruminants de forêt portent des Ixodes (Afrixodes) rasus, I.cumulativpunctatus, I.muniensis et I.moreli, Haemaphysalis parvata et Rhipicephalus ziernani; ces espèces sont entièrement caractéristiques de la forêt ombrophile et ne se retrouvent en dehors que dans les galeries riveraines de la

zone guinéenne, qui en constituent des prolongements.

Il est possible de mettre en évidence, parmi les espèces sélectives des ongulés et exophiles à tous les stades ou au stade adulte seulement, des associations en fonction des zones phytoclimatiques. Ainsi apparaissent comme nettement xérophiles Hyalomma dromedarii et H. impeltatum, à un degré moindre H. truncatum et H. r. rufipes, qui habitent les steppes sahéliennes et les savanes sèches soudaniennes. H. impressum, Rhipicephalus e. evertsi, Rh. guilhoni et Rh. muhsamae peuvent être considérés comme mésophiles, par leur distribution d'équilibre dans les savanes nord-soudaniennes, tandis que Rh. sulcatus, Rh. senegalensis et Rh. lunulatus, du fait de leur habitat dans les savanes humides sud-soudaniennes et guinéennes, se classent comme des espèces hygrophiles. Les exigences des tiques associées à la forêt équatoriale les mettent nettement à part, dans la catégorie des espèces ombrophiles; la faune caractéristique de cette formation doit d'ailleurs être considérée comme représentative d'une sous-région autonome d'Afrique éthiopienne.

Les associations entre espèces liées à des hôtes précis sont plus malaisées à définir; il s'agit le plus souvent de tiques endophiles; les parasites de serpents et tortues existent aussi bien en forêt que dans les formations denses humides des savanes nord-soudaniennes (Amblyomma nuttalli, Aponomma latum); les parasites des varans se distinguent entre Aponomma flavomaculatum des steppes sud-sahéliennes aux savanes guinéennes, et Ap. arcanum de forêt. Les parasites de l'éléphant se distribuent comme leur hôte, qui ne quitte guère la forêt et les savanes humides à végétation riveraine dense (Amblyomma tholloni, Amblyocentor circumguttatus). Il en va de même pour Amblyomma splendidum et Rhipicephalus cliffordi du buffle nain, tandis que Rh. aurantiacus n'est parasite du buffle qu'en forêt. Le potamochère est infesté par Amblyomma paulopunctatum et Rhipicephalus complanatus uniquement en forêt. De même Amblyomma cuneatum est inféodé aux pangolins forestiers. La situation d'Haemaphysalis leachi et Hm. spinulosa est plus complexe; leur cryptophilie les rend aptes à subsister aussi bien en forêt que dans les formations denses et humides du sahel. L'association d'Hm. hoodi avec les oiseaux lui permet de se retrouver de la forêt aux savanes soudaniennes.

Le cas de Rhipicephalus sanguineus est tout à fait à part, car il ne se présente qu'en situation domestique, citadine ou villageoise, dans toutes les agglomérations, depuis le sahel jusqu'à la forêt comprise.

Associations d'espèces en Afrique orientale (tableau n°7)

En Afrique orientale, les steppes somalo-masaï présentent l'association typique Amblyomma germa-Hyalomma albiguttatum-Rhipicephalus pravus, Hyalomma dromedarii et H. impeltatum constituant des éléments paléarctiques. Les savanes éthiopiennes sont caractérisées par Amblyomma lepidum, les savanes rhodésiennes par Rhipicephalus neavei et Rh. masseyi; Hyalomma r. rufipes

et H.truncatum sont répandus sur les aires de distribution de ces trois groupes. H.punt et H.erythreum ne sont connus que des steppes somaliennes. Les formations humides correspondant aux savanes d'altitude victoriennes, aux communautés de montagne entre 1.000 et 2.000 m et certaines zones plus denses des savanes rhodésiennes sont l'habitat typique de Rhipicephalus appendiculatus, Rh.muhleni, Rh.punctatus, Rh.longus, Rh.bequaerti; bien que Amblyomma variegatum sont souvent constatés en association avec Rh. appendiculatus en Tanzanie ou au Kenya, il est difficile de généraliser ce point de vue de l'ensemble de l'Afrique orientale; A.variegatum, ainsi que Boophilus decoloratus et Rhipicephalus simus, présente une distribution très vaste, qui va de localisations dans les steppes masai à une extension maximale dans les savanes rhodésiennes et victoriennes. Rh.sulcatus et Rh.lunulatus ont une extension un peu moindre et vont des prairies de montagne aux savanes rhodésiennes. L'écologie particulière des Haemaphysalis leachi, Hm.spinulosa et Hm.hoodi les rend aussi peu étroitement tributaire des zones phytoclimatiques qu'en Afrique occidentale. Les parasites des éléphants, des rhinocéros et des buffles se localisent soit dans les végétations de vallée entre les communautés de montagne et les steppes masai, soit dans les végétations de vallée ou de bas-fonds au milieu des savanes rhodésiennes et tropicales côtières du Rufiji. Quelques Rhipicephalus sont très étroitement associés aux communautés de montagne : Rh.hurti, Rh.jean-neli, Rh.compositus, de même les Ixodes (Afrixodes) spp. Certains Rhipicephalus de biologie mal connue sont caractéristiques des steppes masai : Rh. (Hyperaspidion) armatus, Rh.longicoxatus; de même Rh.camelopardalis spécifique de la girafe; de même Haemaphysalis calcarata parasite de Xerus rutilus (écureuil terrestre). Les Aponomma de serpents et de varans se partagent entre les savanes humides (Ap.latum, Ap.exornatum) et les steppes somalo-masai (Ap.ochraceum, Ap.rondelliae).

Les données comparatives les plus détaillées sur les associations d'espèces en Afrique orientale sont celles de YEOMAN & WALKER (1967 : 193-202) concernant la Tanzanie.

Associations d'espèces en Afrique australe (tableau n°8)

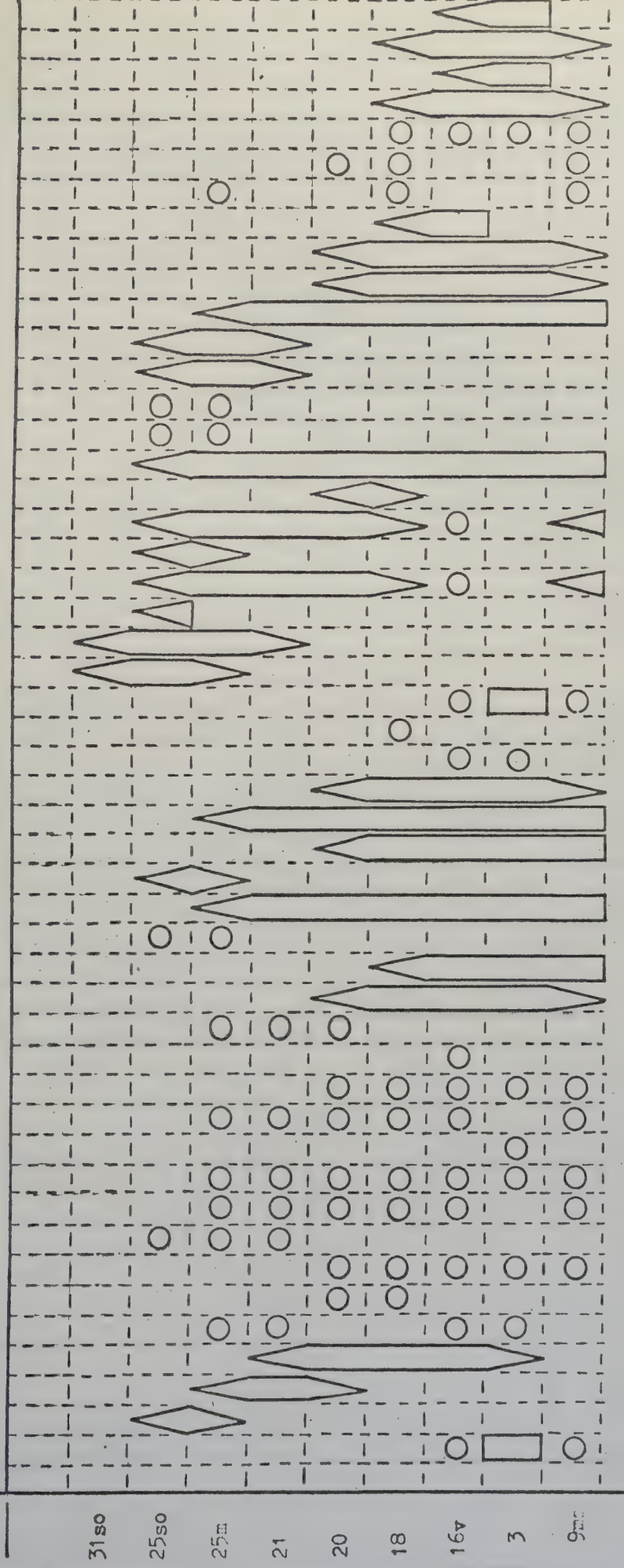
Ce tableau est basé sur les publications de G.THEILER.

Les comparaisons de distribution avec les tiques des contrées précédentes sont moins nettes, car ici le type climatique est tempéré pré-tropical, tandis que les exemples de distributions précédemment choisis correspondaient à deux sous-régions intertropicales, où le parallélisme des formations équivalentes rendait les divergences plus démonstratives.

Les associations d'espèces sont moins évidentes en Afrique australe, ainsi que les limitations d'extension à quelques zones. Amblyomma hebraeum et Rhipicephalus appendiculatus par exemple sont abondants dans les prairies du low veld, dans le Karroo côtier et les savanes tropicales

ZONES DE
VEGETATION

I. (Afrixodes) spp.	A. gemma	A. lepidum	A. variegatum	A. cohaerens	A. eburneum	A. nuttallii	A. falsomarmorum	A. aspersum	A. rhinocerotis	A. personatum	A. rhinocerus	A. tholloni	A. circuncinctus	C. hippopotamense	Ap. exornatum	Ap. latum	Ap. ochraceum	B. decoloratus	Hm. calcarata	Hm. hoodi	Hm. leachi	Hm. aciculifer	Hm. bequaerti	Hm. orientalis	Hm. parvata	H. dromedarii	H. impellatum	H. punct, H. erythraeum	H. rufipes	H. albidiparvum	H. truncatum	Rhc. bicornis	Rh. evertsi	Rh. armatus	Rh. longicoxatus	Rh. pravus	Rh. pulchellus	Rh. albus	Rh. neavei, Rh. masseyi	Rh. sulcatus	Rh. longus	Rh. maculatus	Rh. retchenovi	Rh. compositus	Rh. appendiculatus	Rh. punctatus	Rh. stimpsoni	Rh. hurrell, Rh. jeanneli
---------------------	----------	------------	---------------	--------------	-------------	--------------	------------------	-------------	-----------------	---------------	---------------	-------------	------------------	-------------------	---------------	-----------	---------------	----------------	---------------	-----------	------------	----------------	---------------	----------------	-------------	---------------	---------------	-------------------------	------------	-----------------	--------------	---------------	-------------	-------------	------------------	------------	----------------	-----------	-------------------------	--------------	------------	---------------	----------------	----------------	--------------------	---------------	---------------	---------------------------



TABEAU N° 7 ASSOCIATIONS D'ESPÈCES EN AFRIQUE ORIENTALE SOMALO-MASAI ET RHODÉSIE

chiffres et lettres renvoient à la terminologie des zones de végétation

ZONES DE
VEGETATION

29

28

15

30k

30c

6

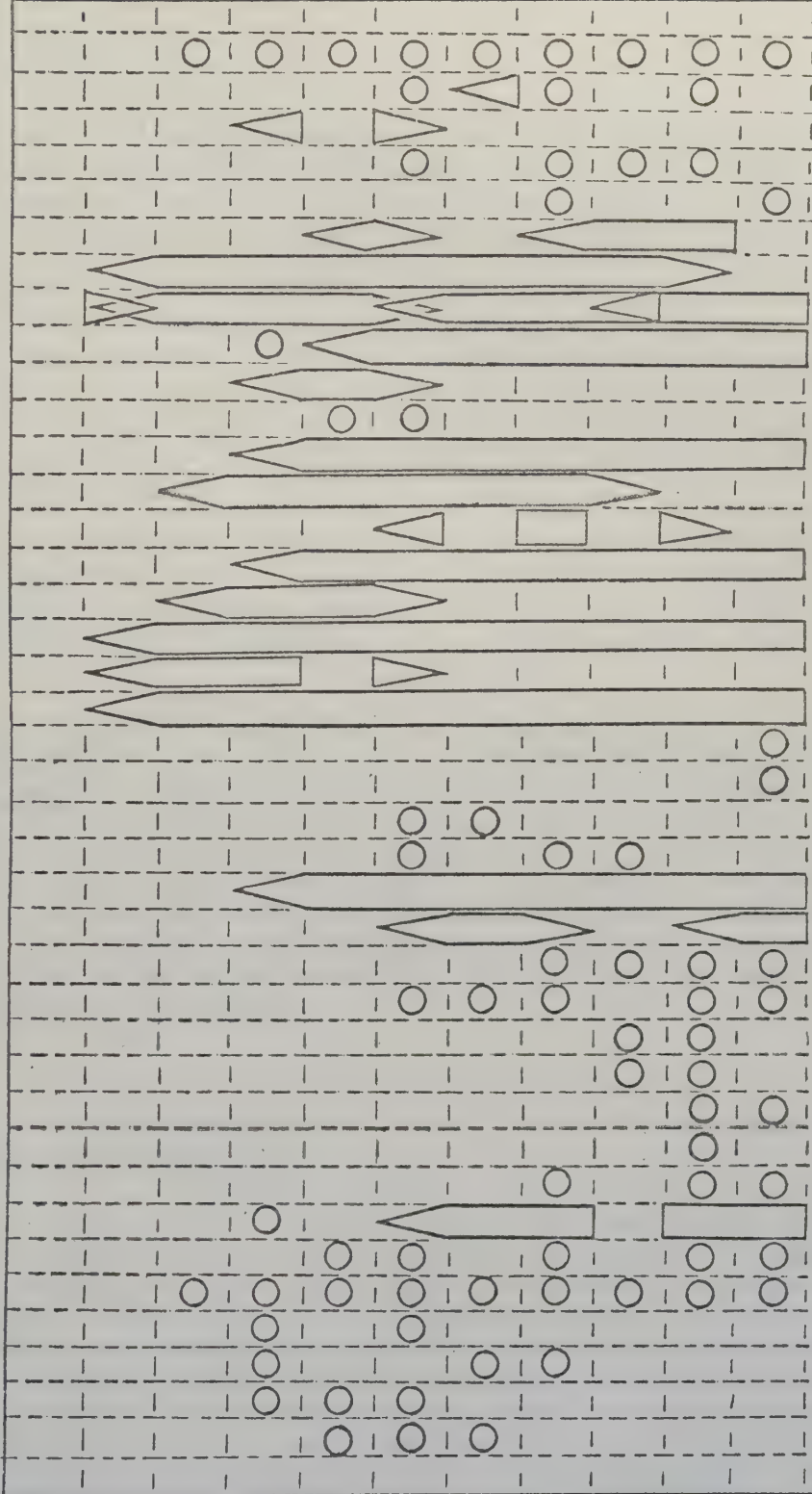
20t

25k

20-22

9mz

Rx. alluaudi
I.(A.) rubicundus
I.(Afr.) xodes) spp.
A. sylvaeticum
A. maritimum
A. nuttallii
A. hebraeum
A. tholloni
Ame. circ. cunhasii
A. rhinocerotis
Ame. rhinocerotus
C. h. p. potamense
Ap. latum
Ap. exornatum
Hm. hoodi
Hm. leachi
Hm. cooley
Hm. silacea
Hm. aciculifer
Hm. parvata
H. r. rufipes
H. r. glabrum
H. truncatum
Rhe. bicornis
B. decoloratus
B. microplus
M. winthemi
Rh. evertsi
Rh. theileri
Rh. glabroscutatus
Rh. stimus
Rh. capensis
Rh. oculatus
Rh. neavel
Rh. simpsoni
Rh. distinctus
Rh. nitens
Rh. appendiculatus
Rh. sanguineus



TABEAU N° 8

ASSOCIATIONS D'ESPÈCES EN AFRIQUE

chiffres et lettres renvoient à la terminologie des zones de végétation

du Transvaal; il s'agit là d'espèces totalement exophiles. Les tiques ditropes sélectives ont des distributions plus étendues, car abritées dans le sol elles peuvent supporter les jours de gel; ce seront Hyalomma rufipes, H. truncatum (absent du low veld et du high veld), Rhipicephalus oculatus; les populations rapportées à Rh. capensis semblent devoir être distinguées en trois espèces; leur ensemble recouvre toutes les zones d'Afrique australe, chacune associée plus précisément à quelques zones de végétation. L'extension de Rh. neavei déborde à l'est du faux Karroo celle de Rh. appendiculatus, mais les répartitions des deux espèces sont comparables. Les espèces monotropes diphasiques et monophasiques sont répandues partout : Rh. evertsi, Boophilus decoloratus, B. microplus, Margaropus winthemi. Il en est de même pour les Haemaphysalis du complexe et Hm. leachi.

Les espèces à distribution plus précise, plus restreinte, sont Haemaphysalis silacea (Karroo côtier et savanes tropicales du Transvaal), Hyalomma rufipes glabrum (faux Karroo, Karroo, Karroo à végétation succulente), Rh. nitens (maquis du Cap), Rh. glabro (maquis du Cap, Karroo côtier, faux Karroo).

Les tiques spécifiques endophiles, parasites de reptiles, damans, ont une distribution éparse; parmi les tiques de tortues, Amblyomma marmoreum et A. (Hoogstraalia) sylvaticum représentent des éléments caractéristiques, le premier de la sous-région australe dans sa presque totalité (sauf les déserts), le second du maquis du Cap et du Karroo côtier (certainement une espèce très anciennement installée de la Capenside). Deux autres tiques associées aux carnivores, vraisemblablement cryptophiles, sont représentatives de la sous-région australe : Rhipicentor bicornis et Rhipicephalus theileri. Il faut citer enfin une espèce relict, très mal connue dans sa biologie, Nuttalliella namaqua.

Définition des sous-régions faunistiques

D'après les tableaux n° 1-5 sur la distribution des tiques en fonction des zones phytoclimatiques, il est possible de comparer les peuplements des formations équivalentes, par exemple au niveau des steppes xérophyles sahéliennes, somalo-masaï ou kalahariennes, des savanes subtropicales soudaniennes, rhodésiennes ou angoliennes, des savanes subéquatoriales ou équatoriales guinéo-oubanguiennes, victoriennes, katangaises, congolaises ou angoliennes. Il est alors manifeste que dans la plupart des cas les populations sont distinctes, que les espèces soient très différentes (il n'y a aucun représentant en Afrique occidentale des Rhipicephalus des groupes de Rh. appendiculatus et de Rh. pulchellus d'Afrique orientale par exemple), ou qu'elles soient au contraire en grande affinité, l'une remplaçant l'autre par phénomène de vicariance (ainsi Rh. simus oriental et Rh. muhsamae occidental, Hyalomma albiguttatum oriental et H. impressum occidental, Haemaphysalis calcarata orientale et Hm. houyi occidentale, Aponomma

exornatum oriental et Ap.flavomaculatum occidental; Amblyomma gemma oriental et A.hebraeum d'Afrique australe, Rhipicephalus pravus oriental et Rh. oculatus austral, Rh.longus centro-oriental et le complexe de Rh.capensis austral, Rhipicentor bicornis oriental et Rhc.nuttalli austral, Ixodes lewisi et I.cavipalpus orientaux et I.pilosus et I.rubicundus d'Afrique australe; les Hyperaspidion présentent une tierce distribution, entre Rh.cuspidatus occidental, Rh.armatus oriental et Rh.theileri austral, tous trois associés aux steppes et savanes sèches).

D'autres espèces vont se trouver distribuées dans toute la bande intertropicale, d'autres par toute l'Afrique éthiopienne continentale. L'interprétation de ces phénomènes ne peut être faite que par des hypothèses sur l'origine de la faune africaine, aussi bien en ce qui concerne les tiques que l'ensemble des vertébrés qui constituent leurs hôtes. Ceci fait l'objet d'un chapitre ultérieur. Pour le moment il est seulement nécessaire de constater le fait.

La présence d'une même espèce en Afrique occidentale et orientale ne peut être mise en relation qu'avec une faible exigence vis-à-vis des situations de faible ou grande altitude (Amblyomma variegatum, Rhipicephalus lunulatus, Rh.sulcatus) pour les tiques ditropes et monotropes; dans le cas des spécifiques endophiles ou localisées et des cryptophiles, la protection du microhabitat permet de subsister malgré la différence des phénomènes climatiques en faible altitude ou sur la pénéplaine orientale; ceci correspond peut-être également à une distribution plus ancienne.

En ce qui concerne les espèces communes à l'Afrique orientale et australe, le fait est constaté chez des tiques endo-exophiles ditropes, ou chez les endophiles; les monotropes ou télotropes exophiles ne sont présentes en Afrique australe que dans la zone côtière par moins de 30 jours de gel par an.

Les espèces communes aux trois sous-régions d'Afrique sont soit des endophiles ou cryptophiles (Haemaphysalis leachi, Hm.spinulosa, Hm.hoodi, Amblyomma nuttalli, Aponoma latum), soit des ditropes (Hyalomma r.rufipes, H.truncatum), soit des exophiles monotropes qui peuvent subsister dans les conditions péri-domestiques locales, étant donné leur grande extension.

A l'aide de la plupart des espèces d'Amblyommidae, il est possible, en confrontant leurs distributions, de distinguer trois sous-régions au sein de la région éthiopienne tout à fait équivalentes de celles admises par les entomologistes ou les botanistes, l'occidentale, l'orientale et l'australe.

Cependant, le cas des espèces de forêt équatoriale ombrophile ne se trouve pas résolu; dans d'autres groupes zoologiques, elles sont classiquement rattachées à la faune occidentale; or il faut constater que les tiques de forêt ne se retrouvent ailleurs que dans les prolongements riverains au travers des savanes voisines; le phénomène est constant pour les Ixodes (Afrixodes), certains Rhipicephalus et Haemaphysalis. Les savanes

SOUS-REGION PALEARCTIQUE MESOGENNE		H. excavatum H. impeltatum	Esc. vespertilionis Esc. simplex	L. kopsteini (Pt)
Ap. flavomaculatum	Rh. cuspidatus Rh. guilhonii Rh. muhsamae Rh. moucheti Rh. boueti Rh. senegalensis	M. reidi SOUS-REGION OCCIDENTALE	A. gemma (OSM) A. lepidum A. cohaerens A. falsomarmoreum Ap. ochraceum Ap. rondelliae	H. erythraeum H. punct H. albiparmatum Hm. calcarata Hm. bequaerti Rh. armatus Rh. longicoxatus Rh. pulchellus Rh. humeralis Rh. pravus Rh. camelopardalis (sect. somalo-masai) SOUS-REGION ORIENTALE
I. moreli (bloc guinéen)	I. rageau Rh. dux (bloc congolais)	I. rasmus I. cumulatim- punctatus I. muniensis I. oldi Ixodes spp. Hm. parmata Hm. tauffliebi (forêt-montagne)	I. schillingsi I. lewisi I. ugandanus Rh. bequaerti Rh. punctatus Rh. jeanneli Rh. hurti Rh. planus (montagne M)	A. eburneum (ORh) A. personatum Amc. circumgut cunhasilvai Hm. orientalis Rh. maculatus Rh. carnivoralis Rh. sculptus Rh. reichenowi (secteur rhodésien)
A. cuneatum A. paulopunctatum A. splendidum Amc. circumguttatus Ap. arcanum (forêt)	I. aulacodi I. browni Rh. aurantiacus Rh. cliffordi Rh. complanatus Rh. ziemannii (F)	I. cavipalpus Ap. exornatum Rh. bicornis Rh. compositus Rh. longus Rh. masseyi (secteur angolien)	A. rhinocerotis A. sparsum Amc. rhinocerinus C. hippopotamense Rh. muehlensi Rh. supertritus (faune commune Or)	A. eburneum (ORh) A. personatum Amc. circumgut cunhasilvai Hm. orientalis Rh. maculatus Rh. carnivoralis Rh. sculptus Rh. reichenowi (secteur rhodésien)
A. variegatum A. tholloni Ap. transversale Hm. aciculifer Rh. lunulatus Rh. simpsoni Rh. sulcatus (faune commune occi- dento-orientale)	A. pomposum Rh. evertsi mimeticus Rh. duttoni Rh. longiceps (secteur angolien)	I. sylvaticum A. marmoreum A. hebraeum Hm. cooleyi Hm. silacea I. pilosus I. rubicundus SOUS-REGION AUSTRALE (Au)	Rh. capensis Rh. gertrudae Rh. deltoideus Rh. foliis Rh. arnoldi Rh. oculatus Rh. tricuspidis M. winthemi (Au)	Rh. appendiculatus Rh. neavei Rh. simus Rh. distinctus Rh. evertsi B. decoloratus (B. microplus) (faune commune (OrAu) oriento-australe)
A. nuttalli Ap. latum Hm. leachi Hm. spinulosa Hm. hoodi H. r. rufipes H. truncatum (Rh. e. evertsi) (B. decoloratus) (faune commune aux trois sous-régions) (OcAuOr)	A. sylvaticum A. marmoreum A. hebraeum Hm. cooleyi Hm. silacea I. pilosus I. rubicundus SOUS-REGION AUSTRALE (Au)	H. rufipes glabrum Rh. nuttalli Rh. theileri Rh. glabro- scutatus Rh. nitens SOUS-REGION AUSTRALE (Au)	Rh. capensis Rh. gertrudae Rh. deltoideus Rh. foliis Rh. arnoldi Rh. oculatus Rh. tricuspidis M. winthemi (Au)	Rh. appendiculatus Rh. neavei Rh. simus Rh. distinctus Rh. evertsi B. decoloratus (B. microplus) (faune commune (OrAu) oriento-australe)

le sens des abréviations
est indiqué dans le texte

AIRES FAUNISTIQUES D'AFRIQUE ETHIOPIENNE
BASEES SUR LA DISTRIBUTION DES TIQUES

au sud du bloc congolais présentent une faune de base distincte de celles des savanes oubanguiennes; le plus souvent les éléments donnés comme communs sont en fait des espèces de forêts-galeries ou de reliques forestières, et représentent donc tout autre chose. Pour leur part les faunes des savanes humides voisines de la forêt sont entièrement caractéristiques des sous-régions auxquelles elles se rattachent, les guinéo-oubanguiennes à la sous-région centro-occidentale, les katangaises et congolaises à la sous-région orientale. La conclusion est donc qu'il faut élever la zone forestière équatoriale au rang de sous-région autonome, tout au moins en ce qui concerne la faune des tiques.

Ce fait doit être mis en parallèle avec l'interprétation du peuplement des communautés de montagne d'Afrique orientale, qui présente des Amblyommidae caractéristiques de ces formations (Rhipicephalus hurti, Rh. jeanneli, Rh. bequaerti), en même temps que des espèces de forêt ombrophile (divers Ixodes et Haemaphysalis pammata). Il n'est pas possible de comprendre ces similitudes faunistiques, qui reposent sur un certain nombre d'espèces communes, si on rattache ces formations humides de montagne simplement à la sous-région orientale (et la forêt ombrophile à la sous-région occidentale). En particulier, il n'est pas possible d'interpréter la distribution des Ixodes (Afrixodes) dans ces deux zones ombrophiles. Il faut considérer conjointement le peuplement de la forêt et celui des communautés de montagne, et les séparer nettement des sous-régions proches ou environnantes. Les communautés d'altitude se conçoivent alors comme un secteur particulier de la faune ombrophile; leur dispersion actuelle représente des îlots reliques d'une forêt orientale tertiaire plus étendue, dissociée de la forêt occidentale et fragmentée du fait des vicissitudes climatiques qui ont eu lieu au cours de la fin du Tertiaire et surtout du Pléistocène, dont les lambeaux n'ont pu se maintenir que sur les massifs volcaniques récents (Pliocène).

Sous-régions et secteurs faunistiques

Si la distribution de la plupart des tiques d'Afrique permet donc de distinguer quatre sous-régions, l'occidentale, l'orientale, l'australe et l'équatoriale forestière et montagnarde, quelques espèces obligent, à l'intérieur de chacune, d'isoler certains secteurs qui correspondent à des unités géographiques provinciales.

En Afrique occidentale où le relief est peu accusé, il existe une grande zone centro-occidentale de basse altitude (moins de 500 m; de l'atlantique à la frontière orientale du Tchad), et une dorsale camerounaise et oubanguienne, de faible altitude (de 500 à 1.000 m); ceci est en relation avec la présence, dans les savanes humides oubanguiennes, de Rhipicephalus longus, qui doit être considéré comme un élément oriental, de même qu'avec les récoltes occasionnelles de Rh. appendiculatus.

L'Afrique équatoriale, mis à part son secteur oriental d'altitude dont il a été précédemment parlé, se divise en deux blocs forestiers, le guinéen et le congolais. La faune des tiques est en grande partie commune à ces deux blocs; certaines espèces cependant semblent, par leur présence dans l'un ou l'autre de ces blocs, constituer des éléments représentatifs, ainsi Ixodes moreli du bloc guinéen, face à I.rageai et Rhipicephalus dux du bloc congolais; ceci pourrait être mis en parallèle avec des différences d'altitude de part et d'autre, le bloc congolais se trouvant, à la périphérie du bassin du Congo, entre 500 et 1.000 m d'altitude.

L'Afrique orientale, du fait de ses accidents de relief et de son étendue, présente des secteurs assez différents; c'est la configuration géographique qui permet de mettre à part un secteur somalo-masai, à espèces nombreuses; ces zones correspondent en fait aux steppes xérophyles, mais leur situation à l'extrémité septentrionale de la sous-région orientale les isole, tandis que les formations équivalentes occidentales sont parallèles aux savanes soudaniennes. Le secteur le plus original est certainement celui du plateau angolien, avec quelques sommets correspondants à d'anciens plissements; ici les phénomènes de vicariances prennent place à l'intérieur même de la sous-région; Rhipicephalus duttoni y remplace Rh.appendiculatus d'Afrique rhodésienne et somalienne; Rh.evertsi mimeticus, Rh.e.evertsi d'Afrique orientale et australe; Amblyomma pomposum s'y substitue à A.variegatum (tandis que les deux espèces coexistent dans la portion katangaise des savanes rhodésiennes). La grande plage des savanes subtropicales de Rhodésie et du Mozambique, au milieu des savanes tropicales australes, constitue une zone de passage avec la sous-région australe, par pénétration d'un certain nombre d'espèces; de plus, elle se distingue des autres savanes rhodésiennes par la présence d'A.nocens à la place d'A.variegatum. Finalement, si on tient compte de la distribution d'A.variegatum et des espèces voisines, les savanes subtropicales se divisent en plusieurs secteurs ou sous-secteurs : le secteur angolien (A.pomposum), le secteur rhodésien subdivisé lui-même en sous-secteurs katangais (A.variegatum + A.pomposum; Katanga, Zambie et Malawi), rhodésien (A.nocens; Rhodésie et Mozambique) et tanzanien-nyassa (A.variegatum; savanes à l'est du lac Tanganyika).

Si on dénombre les espèces représentatives de chacune des sous-régions autres que la forêt ou les communautés de montagne, les pourcentages diffèrent par rapport au total des espèces présentes dans chaque sous-région.

En Afrique occidentale, il y a 12 espèces représentatives sur un total de 29 (en comptant les Hyalomma périsahariens et les tiques communes avec l'Afrique orientale et l'Afrique australe); ce qui fait un pourcentage de 41,3 p.100 d'endémicité relative, par rapport à la faune de cette sous-région, et seulement 12,7 p.100 d'endémicité absolue, par rapport aux espèces présentes dans les trois sous-régions en cause (12 sur 96).

En Afrique orientale, les 41 espèces endémiques sur un total de 64 donnent un pourcentage d'endémicité relative de 64 p.100 et d'endémicité absolue de 42,7 p.100 (41 sur 96). En Afrique australe, les chiffres sont respectivement de 20 endémiques sur 32 (pourcentage relatif de 62,5 p.100)

et de 20 sur 96 (pourcentage absolu de 20,9 p.100).

Les tiques portées entre parenthèse sur le tableau n'ont pas été comptées, pour éliminer les espèces non naturelles dans une sous-région ou dans la région éthiopienne.

On constate la très grande richesse faunistique de la sous-région orientale; ceci est très certainement en relation avec sa diversité morphologique et climatologique, qui détermine un plus grand nombre de zones phytoclimatiques différentes qu'en Afrique occidentale par exemple, où l'iriginalité faunistique est beaucoup plus faible.

Les espèces caractéristiques de forêt équatoriale ou des communautés de montagne n'interfèrent absolument pas dans les calculs des tiques des trois sous-régions de steppes ou de savanes. L'originalité faunistique de ces zones est totale.

Tableau de distribution des tiques par sous-région (n°9)

Il a été possible de regrouper les divers groupes d'espèces représentatives d'une sous-région ou d'un secteur, en les reportant sur des encarts dont les emplacements respectifs tiennent compte des situations relatives des sous-régions.

Dans la sous-région équatoriale sont portées les tiques propres à la forêt (F), et parmi celles-ci les espèces représentatives du bloc guinéen (FG) ou congolais (FC), les tiques des communautés de montagne (M), et les espèces communes à ces communautés et à la forêt (FM).

Les espèces d'Afrique orientale sont réparties en plusieurs secteurs : somalo-masaï (OSM), rhodésien (ORh) et angolien (OAg); sont indiquées séparément la liste des espèces communes aux secteurs angolien et rhodésien (AgRh) et aux trois secteurs, c'est-à-dire à l'ensemble de la sous-région (Or).

Les espèces d'origine paléarctique et communes aux steppes sahéliennes et somalo-masaï sont citées sur une bande transversale à la partie supérieure du tableau (Pl). Les tiques éthiopiennes communes aux deux sous-régions occidentale et orientale sont reportées dans un espace laissé libre à l'intérieur d'un cadre qui circonscrit les deux sous-régions (OcOr).

La faune des tiques d'Afrique australe ne se répartit pas en secteurs (Au).

Les espèces communes à l'Afrique orientale et australe sont inscrites à l'intérieur d'un cadre qui réunit les deux sous-régions (OrAu).

Enfin, les tiques communes à l'Afrique occidentale, orientale et australe sont citées à l'intérieur d'un cadre général (OcOrAu).

Cependant, certaines espèces sont communes avec d'autres faunes; Hyalomma dromaderii, H. impeltatum et H. excavatum des pourtours des déserts du Sahara et du Proche-Orient; elles sont donc paléarctiques (Pl). Haemaphysalis leachi est présente sur les carnivores d'Asie et d'Afrique tropico-équatoriales. Les tiques parasites de chauves-souris sont communes aux régions orientale, éthiopienne et paléarctique mésogéenne; elles sont donc paléotropicales (Pt); ce sont Eschatocephalus simplex, Esc. vespertilionis et Lepidixodes kopsteini (ce dernier uniquement oriental et éthiopien).

Les espèces figurées entre parenthèses représentent des tiques importées, non naturelles sur le continent (Boophilus microplus), ou originaires d'Afrique paléarctique (Rhipicephalus sanguineus), ou d'Afrique orientale et introduites en Afrique occidentale (Rh. e. evertsi, Boophilus decoloratus).

Limites des sous-régions faunistiques d'après la distribution des tiques (carte n°54)

En reportant sur carte les limites de distribution de chaque groupe d'espèces représentatives d'une sous-région, on obtient des aires qui se chevauchent et dessinent ainsi des zones de passages plus ou moins étendues, correspondant à des populations composites d'un certain nombre d'espèces appartenant à des faunes différentes. Le fait s'accorde complètement avec les possibilités d'adaptation diverses selon les espèces, en dehors de leur situation optimale, dans des conditions limites. Cette marge commune entre deux sous-régions indique une raréfaction progressive des individus d'une série d'espèces, et augmentation corrélative des espèces de l'autre série, chaque espèce disparaissant plus ou moins rapidement ou s'adaptant plus ou moins longtemps aux conditions marginales.

Les limites nettes classiquement figurées entre les sous-régions à propos de divers groupes botaniques ou zoologiques ne peuvent pas rendre compte de la diversité des exigences manifestées par les espèces d'une flore ou d'une faune.

Les espèces de forêt ombrophile équatoriale se retrouvant dans les prolongements riverains au milieu des savanes voisines, il faut les inclure dans la zone de distribution; pour généraliser cette distribution, il est possible de prendre les limites des savanes guinéo-oubanguiennes, victoriennes, katangaises, congolaises et angoliennes. Inversement, les espèces caractéristiques de ces savanes ne peuvent pénétrer la forêt; les limites de leur distribution, c'est-à-dire celles de la faune d'une sous-région, vont donc dessiner le contour de la forêt; celle-ci est définie effectivement par la bordure humide des savanes subtropicales d'Afrique orientale et

occidentale. Les îlots de communautés de montagne vont être dispersés au milieu des steppes et savanes orientales; leur contact avec la faune forestière se produit au niveau des savanes d'altitude victoriennes

Le triple chevauchement des savanes oubanguiennes, des savanes victoriennes et de la faune forestière dans les galeries riveraines indique la richesse faunistique de zones comme le sud du Sudan et l'ouest de l'Ouganda. Le premier a déjà fait l'objet d'une enquête détaillée; un inventaire de la faune du second est en voie d'achèvement par le professeur Matthyse (Cornell University).

Les limites de l'Afrique orientale sont tracées par celles des savanes tropicales du Transvaal et par celles des steppes kalahariennes atténuées par rapport au type accentué. Celles de l'Afrique australe correspondant à la limite nord des savanes tropicales australes.

La comparaison de cette carte avec celle sur la distribution des oiseaux d'Afrique par CHAPIN (1932) montre de grandes analogies (carte n°55). La carte de CHAPIN se présente comme un ensemble de zones correspondant plus ou moins aux secteurs des aires faunistiques des tiques ou aux zones phytoclimatiques. Ceci peut être encore mieux mis en évidence en regroupant les zones faunistiques concernant les oiseaux selon les mêmes conventions de représentation que la carte sur les tiques; les sous-régions ainsi définies sur la carte des oiseaux offrent une très grande similitude, notamment dans les rapports entre la forêt équatoriale ombrophile et les savanes humides voisines appartenant aux sous-régions occidentale et orientale. Par ailleurs n'existent pas de zones de chevauchement entre les sous-régions occidentale et orientale d'une part, entre l'orientale et l'australe d'autre part. Sur la carte de distribution des mammifères d'Afrique de DEKEYSER & DERIVOT (1968), les zones de passage existent entre les sous-régions, et celles-ci sont assez comparables à ce qu'elles sont sur la carte des aires faunistiques d'après les tiques.

En ce qui concerne les insectes, la carte des régions naturelles de JEANNEL (1947) indique de même quatre sous-régions en Afrique éthiopienne continentale : occidentale (soudanaise), équatoriale, orientale et australe. Celle d'ESSIG (1947) en revanche réunit les domaines occidental et oriental, ce qui semble inadéquat, tout au moins en ce qui touche la distribution des espèces de tiques.

Interprétation de la distribution en sous-régions

Comment interpréter les analogies entre les aires faunistiques basées sur les distributions de divers groupes zoologiques ?

Les zones faunistiques concernant les oiseaux correspondent à des isolements d'espèces, de sous-espèces, ou de simples communautés de repro-

duction partielles d'une espèce de grande extension. Ceci n'a rien à voir avec la distribution des tiques associées aux oiseaux (*Haemaphysalis hoodi*, *Hyalomma rufipes*), car ces parasites sont seulement sélectifs des oiseaux et peuvent infester potentiellement toutes les espèces. Ces isolements de communautés de reproduction sont réalisés dans la nature par les barrières géographiques, climatiques ou plus généralement écologiques. Les analogies entre la distribution des oiseaux et des tiques résultent alors d'un parallélisme évolutif, non d'une corrélation.

Les communautés de reproduction des tiques sont évidemment tributaires des conditions écologiques, mais leur extension à celle des communautés de reproduction des mammifères et au territoire plus ou moins vaste où elle se déplace suivant les espèces. Les problèmes de spéciation ou subséciation des mammifères retentissent sur la différenciation des parasites. Quelle que soit la validité des nombreuses sous-espèces décrites des mammifères, il est certain que leurs populations diffèrent d'une unité géographique provinciale à l'autre, et d'une façon aussi évidente, entre les sous-régions, quand il n'y a pas vicariances d'espèces, notamment en ce qui concerne les ruminants.

De nombreux mammifères ongulés et carnivores interviennent dans les cycles trophiques des tiques exophiles ou endo-exophiles; il en résulte une circulation intense des individus dans les zones naturelles; les mammifères peuvent déborder les limites de leur aire habituelle de déplacements; ceci rend compte des introductions possibles de tiques dans une zone non typique.

Les mammifères interviennent en fait, non pas pour limiter l'extension des espèces en fonction de leurs propres zones faunistiques, mais pour assurer une mobilité maximale aux communautés de reproduction des tiques sur l'aire d'extension de chaque espèce, par transport au cours des déplacements des hôtes.

Par ailleurs, l'aire d'extension des espèces, du fait des corrélations avec les zones phytoclimatiques, indique que leur habitat est fondamentalement sous la dépendance du microclimat, et que les facteurs écologiques sont primordiaux. La mobilité des hôtes est le facteur qui assure les plus grandes chances de peuplement des microhabitats favorables à une espèce de tique.

Dans le cas des tiques spécifiques, la mobilité est variable suivant leur microhabitat et les déplacements des hôtes; ceux-ci peuvent avoir des déplacements de portée réduite (rongeurs, insectivores), ou une distribution limitée (damans); dans le cas des parasites des éléphants, des rhinocéros ou des buffles, les hôtes sont la plupart du temps localisés aux formations les plus denses et les plus humides d'une zone. L'étude de la distribution des tiques spécifiques fait l'objet du chapitre suivant.

Les différences de peuplements entre les sous-régions d'Afrique éthiopienne correspondent à des limites qui coïncident avec des facteurs climatiques.

Ainsi la forêt équatoriale et les communautés de montagne inter-tropicale sont-elles caractérisées par leur pluviosité très forte, que le phénomène se réalise en faible altitude du fait de la direction des vents en Afrique occidentale, ou en haute altitude en Afrique orientale, au milieu de zones plus sèches.

La distinction entre l'Afrique occidentale et l'orientale doit reposer davantage sur les conséquences climatiques de l'altitude dans cette dernière, que sur une barrière constituée par la haute chaîne des massifs volcaniques; d'une part cette chaîne est discontinue; d'autre part elle devrait se présenter comme un glacis écologique interdisant le passage des espèces orientales en Afrique occidentale et vice versa. Or il ne se produit rien de tel. Ce qui est d'ailleurs plus important dans la différenciation des deux sous-régions, ce n'est pas tant l'existence de ces hauts massifs volcaniques, qui rendent seulement compte de la présence des communautés de montagne, que l'altitude générale de la pénéplaine orientale, située dans sa majeure partie au moins à 1.000 m et qui provient de l'usure de massifs primaires. Ce qui entraîne toute une série de différences microclimatiques, même si des facteurs climatiques analogues peuvent jouer à l'ouest ou à l'est de l'Afrique.

Dans son ensemble, l'Afrique orientale est d'une très grande variété dans sa structure et ses paysages, comparativement à l'Afrique occidentale très uniforme. Il existe ainsi un plus grand nombre de zones de configurations très irrégulières, fragmentées, définissant des unités biogéographiques naturelles plus ou moins étendues aux interpénétrations nombreuses entre les formations voisines. Il en résulte une très grande différenciation entre les habitats et microhabitats possibles pour les arthropodes et en particulier pour les tiques. Ceci est certainement corrélatif du plus grand nombre d'espèces existant en Afrique orientale (64 dont 41 endémiques), alors que l'Afrique occidentale apparaît nettement plus pauvre de ce point de vue (29 dont 12 endémiques).

La grande différence entre l'Afrique orientale et l'Afrique australe réside dans le passage des climats tropicaux aux climats tempérés pré-tropicaux, avec apparition de l'importance du nombre des jours de gel annuel. Ce sont les savanes tropicales australes, du sud de l'Angola, du nord-est du Botswana, de Rhodésie et du Mozambique qui constituent la transition. A travers ces savanes passe également l'isotherme des 20°C du mois le plus froids, ici juillet. Ce facteur climatique est le même qui interdit le passage des glossines en Afrique australe (FORD, 1963, 653 : cartes de distribution des glossines).

DISTRIBUTION DES TIQUES SPECIFIQUES

Les limitations du microhabitat de la tique et la dépendance des déplacements d'un seul hôte ou de quelques uns retentit sur la mobilité des individus dans une population de tiques. Il est donc nécessaire d'aborder les cas particuliers avant de conclure sur les différences entre les facteurs qui influent sur la distribution des espèces sélectives ou celles plus étroitement associées à quelques vertébrés.

Les renseignements paléontologiques concernant les hôtes proviennent de KURTEN (1968, 1-256), LAVOCAT (1967, 1-190) et les collaborateurs de GRASSE (1955, 17 (1-2), 1-1170, 1171-2300).

Chéloniens (cartes n° 17, 18 et 31)

Les tortues sont connues depuis la Jurassique. Amblyomma (Hoogstraalia) sylvaticum des tortues terrestres du maquis du Cap (Chersine angulata Schweigger, Psammobates tentorius Bell) appartient à la souche la plus primitive des Amblyomma sensu lato, dont la distribution des espèces actuelles fait précisément supposer une évolution à la même époque.

Le groupe d'A. geoemydae n'a pas de représentant en Afrique continentale, mais il en existe une espèce dans le sud de Madagascar, A. chabaudi (sur Pyrix arachnoides Bell).

Les autres parasites de tortues terrestres sont des Amblyomma sensu stricto. A. nuttalli est distribué dans toutes les sous-régions d'Afrique éthiopienne; selon toute vraisemblance il pourrait être très ancien, et représenter l'origine des Amblyomma sensu lato puisque encore parasite de reptiles; il a différencié d'une part un petit nombre de parasites de tortues, puis à partir de ceux-ci les groupes d'A. variegatum et A. hebraeum. L'arrivée des ancêtres d'A. nuttalli est possible à l'éocène à partir d'Amérique, par le pont islandais, du fait du climat pré tropical régnant dans cette contrée. A. nuttalli est surtout connu de Kinixys belliana Gray (et transfuges sur varans, pythons, hérissons pour les adultes) (carte n° 17).

Les autres Amblyomma de tortues ont des extensions plus restreintes. A. marmoreum infeste Kinixys belliana, Geochelone pardalis et Chersine angulata en Afrique australe; A. falsomarmoreum, Homopus femoralis Boulenger dans les vallées et bas-fonds d'Afrique orientale somalo-masai. A. sparsum parasite habituellement les tortues Kinixys belliana et Geochelone pardalis dans toutes les zones d'Afrique orientale, de même que les vipères Bitis et les pythons, mais également les ongulés de végétation dense riveraine comme les rhinocéros et les buffles de savanes : ceci est un exemple du passage de préférence d'hôte des reptiles à des vertébrés, dans les mêmes habitats particuliers. A. supinoi est associé aux tortues du Deccan.

En Afrique méditerranéenne et Eurasie mésogéenne, les Testudo gracea Linné et T.ibera Pallas sont associées à Hyalomma aegyptium, à tous les stades (les préimagos pouvant également infester les oiseaux) (carte n°31).

Varans (carte n°20)

Les plus anciens Varanidae sont connus du Néocrétacé; ils sont d'origine asiatique équatoriale; ils sont parvenus de là avec leurs Aponomma, qui constituent une lignée homogène, en Australie, au Proche-Orient et en Afrique (vraisemblablement au Miocène). Leur distribution est en relation avec le réseau hydrographique du bassin des grands fleuves; les accidents du relief semblent intervenir dans la création de populations localisées. Dans une sous-région, les Aponomma associés aux varans sont en relation avec des sous-espèces de leurs hôtes, même si l'espèce se distribue par toute la région éthiopienne.

Les varans vivent dans des terriers au bord des cours d'eau ou dans les fourrés denses de bas-fonds. Leurs tiques sont donc endophiles.

Ap.flavomaculatum parasite Varanus n.niloticus Linné et V.e.exanthematicus (Bosc) dans les steppes et savanes d'Afrique occidentale; Ap.arcanum, V.niloticus ornatus en Afrique équatoriale forestière; Ap.exornatum, V.exanthematicus ocellatus Rueppel, V.exanthematicus albigularis (Daudin) et V.exanthematicus angolensis Schmidt dans les divers secteurs d'Afrique orientale.

Par ailleurs, les varans peuvent être parasités par les Amblyomma sensu stricto de tortues.

Ophidiens (carte n°19)

Les serpents sont attestés au Néocrétacé. L'aire d'origine des diverses familles ne semble pas pouvoir être précisée, sauf pour les Pythonidae, vraisemblablement asiatiques.

Aponomma latum est rencontré sur de très nombreuses espèces de serpents appartenant aux familles des Colubridae, Elapidae, Viperidae et Pythonidae (Python regius Duméril & Bibron et P.sebae Gmelin), dans toutes les savanes et forêts de la région éthiopienne. Il a de très grandes affinités avec Ap.pattoni Neumann, 1910 des serpents d'Asie tropico-équatoriale.

Les pythons africains sont infestés par ailleurs par Ap.transversale, qui offre une convergence morphologique remarquable avec les acariens

Trombidiformes Pterygosomatidae, par élargissement du corps. Il n'y a pas d'espèce équivalente chez les pythons d'Asie.

Les serpents habitent les fourrés ou se réfugient dans les chaos rocheux ou les terriers d'autres vertébrés. Leurs Aponomma en conséquence doivent être au moins cryptophiles.

Les serpents sont occasionnellement parasités par les Aponomma de varans; les Bitis spp. et Python spp. sont souvent infestés par les Amblyomma de tortues.

Oiseaux (cartes n°1 et 24)

Les Alciformes et Péléciformes sont connus du Crétacé. L'origine des divers ordres d'oiseaux côtiers est donc très ancienne. Le plus primitif des Ixodidae sensu stricto, Ceratixodes uriae, inféodé à de nombreuses espèces d'Alciformes, Péléciformes, Procellariiformes et Lariformes et à leurs nids dans des terriers ou des creux de rochers du littoral, est peut-être aussi ancien. Sa distribution sur les côtes des mers froides des deux hémisphères est vraisemblablement en corrélation avec cet archaïsme. En ce qui concerne l'Afrique, il n'intéresse que des îlots au large de la province du Cap (carte n°1).

Haemaphysalis hoodi (carte n°24) infeste un grand nombre d'oiseaux, surtout dans les ordres des Cuculiformes (Centropus spp. en particulier) et des Galliformes (Numida spp., Francolinus spp., etc.), moins souvent dans les Passériformes. Il s'agit surtout d'un parasite d'oiseaux terrestres, qui font leur nid au sol ou dans les fourrés à une faible hauteur. Hm.hoodi est donc cryptophile ou endophile. Les Centropus de Madagascar sont infestés par Hm.madagascariensis, très proches de Hm.hoodi. En Asie tropico-équatoriale une dizaine d'Haemaphysalis de ce groupe sont parasites d'oiseaux. Hm.hoodi habite toutes les savanes et forêts d'Afrique éthiopienne.

Les Passériformes d'Afrique sont infestés par un groupe de Scaphixodes longilignes récents, évolués à partir de Scaphixodes brévilignes anciens inféodés aux oiseaux côtiers. Il s'agit de Sc.theilerae en sous-région australe, Sc.daveyi dans les forêts et savanes humides d'Afrique orientale, Sc.euplecti dans le bloc forestier congolais, Sc.domerguei à Madagascar, Sc.frontalis en Eurasie occidentale et Afrique méditerranéenne. Les Scaphixodes de ce groupe construisent leur nid sur les branches des arbres (carte n°1).

Amblyomma loculosum est la seule espèce connue du genre qui parasite habituellement les oiseaux au stade adulte; il s'agit des oiseaux côtiers des océans Pacifique et Indien (présent aux Carados Carajos : Mascareignes) (carte n°18).

Insectivores (carte n°3)

Les Chrysochloridae, connus de l'Oligocène inférieur d'Afrique, constituent un des rameaux des Zalambdodontes du début du Tertiaire; ils font partie de la faune primitive de la région éthiopienne. L'association des quelques espèces de la famille avec Exopalpiger alluaudi doit être ancienne, les Chrysochloridae succédant aux marsupiaux comme hôtes de cette espèce, le genre Exopalpiger (et les genres voisins Endopalpiger et Sternalixodes) ayant dû être associé à ces premiers mammifères lors de leur apparition, ainsi que semble l'indiquer la distribution des Exopalpiger en Australie et sur les autres continents. L'arrivée des Chrysochloridae en Afrique a pu être antérieure à l'Oligocène; ils sont parasités par Ex. alluaudi dans les communautés de montagne intertropicales et les prairies d'altitude australes (qui se retrouve par ailleurs sur d'autres insectivores et rongeurs (carte n°3)).

Les Potamogalidae, voisins des tenrecs de Madagascar, appartiennent également aux Zalambdodontes et sont aussi d'une très grande ancienneté; leur distribution pantropicale fait supposer une dispersion à la fin du Secondaire. Ils sont parasités par Ixodes (Afrixodes) dawesi et représentent les premiers hôtes possibles d'espèces de ce sous-genre, lors de leur pénétration sur le continent africain (carte n°3).

Les Soricidae de forêt équatoriale et de communautés de montagne sont parasités par plusieurs Ixodes, dont I. (Afrixodes) nchisiensis (carte n°3).

Les Macroscelididae semblent particulièrement intervenir, à un niveau non spécifique mais écologique, dans l'évolution des préimagos de Rhipicephalus pravus, Rh. neavei et Rh. oculatus.

Envers les Ixodes endophiles sélectifs de petits mammifères, les insectivores, du fait de leur âge, ont joué le rôle d'intermédiaire; ils ont recueilli les parasites des marsupiaux, pour les transmettre ultérieurement aux rongeurs Myomorphes, dont le microhabitat est en partie commun avec celui des insectivores; aux ongulés, qui sont devenues endo-exophiles ou exophiles par adaptation à l'écologie de leurs hôtes nouveaux.

Il est également possible que les insectivores aient assuré la survie des Ixodes des Multituberculés, mammifères très primitifs attestés du Jurassique à l'Eocène; mais il ne s'agit que d'une supposition.

Primates (carte n°9)

Les singes Cercopithecidae sont attestés au Fayoum à l'Oligocène inférieur; ce sont donc des habitants très anciens d'Afrique. Dans deux cas ils sont associés à des tiques spécifiques, les Colobus spp. des montagnes.

d'Afrique orientale à Ixodes (Afrixodes) schillingsi, et les Cercopithecus spp. du bloc forestier congolais à I. (Afrixodes) rageai. Il s'agit les deux fois de singes d'arbres. I. rageai est très proche d'I. oldi des carnivores aussi bien terrestres qu'arboricoles; il a pu s'en différencier à une époque indéterminée. I. schillingsi présente des affinités morphologiques avec I. (Afrixodes) lemuris des lémuriens malgaches; il est donc possible qu'il représente un parasite primitif de lémuriens d'Afrique, passé ensuite sur les Colobus spp.; il a été en effet parfois trouvé sur le potto en Afrique orientale.

De toute façon les Ixodes des singes d'Afrique ont des origines distinctes.

Par ailleurs, ces mêmes singes de forêts peuvent être infestés par de nombreuses espèces de tiques sélectives caractéristiques de cette zone. Les singes de savanes n'ont pas de tiques spécifiques, mais peuvent être parasités par diverses espèces sélectives.

Microchiroptères (carte n°2)

Les chauves-souris insectivores de l'Ancien-Monde, principalement des familles des Vespertilionidae, Rhinolophidae, Megadermatidae, Nycteridae, Hipposideridae, sont infestées par Eschatocephalus vespertilionis et Esc. simplex dans les zones tempérées moyennes, tropicales et équatoriales, quand l'habitat de leurs hôtes est établi dans des grottes profondes, humides où l'on peut d'ailleurs trouver fréquemment leurs divers stades aux phases libres. Cette distribution recouvre donc l'Eurasie, l'Afrique et l'Australie; elle est en relation avec les migrations des chauves-souris. L'absence totale du genre Eschatocephalus du Nouveau-Monde semble indiquer une évolution des tiques après la disparition du pont islandais entre l'Amérique et l'Europe et le refroidissement du climat au niveau du détroit de Behring; ce serait donc la fin de l'Oligocène ou le début du Miocène. Ces Eschatocephalus dérivent de la même souche que les Scaphixodes d'oiseaux, Esc. simplex plus proche du type primitif, Esc. vespertilionis toujours primitif par sa structure mais hyperévolué par ses proportions longilignes (ce qui a également eu lieu chez les Scaphixodes de Passériformes).

En Afrique, ce n'est que dans les grottes des communautés de montagne intertropicales ou sur les massifs inclus dans les prairies d'altitude australes que les Eschatocephalus peuvent rencontrer les conditions microclimatiques favorables; ils sont également présents en Afrique méditerranéenne.

Lepidixodes paradoxus représente un autre parasite de chauves-souris, dont la distribution, comme dans le cas des Eschatocephalus, intéresse plusieurs continents; il s'agit ici de l'Asie et de l'Afrique équatoriales.

Pholidotes (carte n°18)

L'origine des pangolins n'est pas exactement connue. On les suppose dérivés dès le Crétacé de pro-insectivores, comme les Xénarthres néotropicaux d'ailleurs (paresseux, fourmiliers, tatous), mais indépendamment. Ils sont représentés en Asie et en Afrique équatoriales par des espèces très voisines, sans qu'on sache à quel moment a eu lieu la séparation, car leur grande ancienneté peut être liée à un grand conservatisme. Quelle que soit l'époque d'arrivée des pangolins en Afrique, leur différenciation d'avec les pangolins asiatiques s'est accompagnée de la différenciation de leur Amblyomma spécifique, A.cuneatum, très proche d'A.javanense des pangolins d'Indonésie, d'Inde, Birmanie et du sud de la Chine. Il s'agit d'ailleurs d'un Amblyomma (Dermioma) encore proche des Amblyomma sensu lato, qui a dû s'associer très précocement aux pangolins, dès le Crétacé; les Dermioma sont en effet parasites de marsupiaux australiens, des Xénarthres néotropicaux, et des pangolins.

A.cuneatum est spécifique des pangolins arboricoles de forêt équatoriale : Manis tricuspis, Rafinesque, M.tetradactyla Linné (= M.longicaudata Brisson) et M.gigantia Illiger. Il n'y a pas de pangolins dans les communautés de montagne. Un pangolin d'Afrique orientale, M.temmincki Smuts, loge dans les termitières des zones tropicales et subtropicales; il n'a pas de tiques spécifiques.

Les pangolins de forêt peuvent être parasités par plusieurs Ixodes ou Rhipicephalus.

Carnivores (cartes n°8, 26, 32, 34 et 49)

Il n'existe pas de spécificité véritable dans les rapports d'une espèce de tiques avec une ou quelques espèces proches de carnivores. L'ancienneté de l'ordre cependant les a associés à l'évolution de plusieurs Ixodidae et Amblyommidae, au niveau de la famille ou de la sous-famille.

Les carnivores n'étant pas d'origine africaine, ils ont dû arriver sur le continent au Miocène, avec un certain nombre de parasites associés; c'est ce qui est manifeste dans le cas d'Haemaphysalis leachi qui infeste les Canidae et Felidae en Asie tropico-équatoriale et en Afrique intertropicale (avec îlots relictés en Egypte); l'espèce n'a pas évolué, au moins morphologiquement, depuis son introduction en Afrique. Elle a seulement différencié Hm.spinulosa sur les Viverridae; ceci est en relation vraisemblable avec leur habitat dans des cavités d'arbres ou de rochers, alors que les Canidae, Hyaenidae ou grands Felidae ont un gîte moins particulier. Ces données sont cependant provisoires, dans l'attente de l'établissement du statut systématique du complexe d'espèces proches de Hm.leachi. Ceci est rendu plus délicat par l'ignorance de la biologie exacte des stades préimaginaux selon les espèces. Dans le cas de Hm.leachi la sélectivité envers

les carnivores est surtout liée au fait qu'elle est cryptophile, et que son microhabitat dans la végétation dense lui donne surtout des chances d'être sur le passage d'un carnivore en ce qui concerne les adultes; les préimagos peuvent évoluer sur les rongeurs Myomorphes dans leurs terriers (carte n°26).

En forêt équatoriale et dans les communautés de montagne, les carnivores sont parasités par Hm.leachi, mais aussi par Ixodes (Afrixodes) oldi; parallèlement à leur infestation par Hm.spinulosa, les Viverridae de forêt sont les hôtes d'une espèce ou sous-espèce voisine, I.vanidicus ou I.oldi vanidicus; la différenciation de ce taxon a dû mettre en jeu les mêmes mécanismes (carte n°8).

Les carnivores, dans leurs diverses familles, semblent aussi associés sélectivement à plusieurs espèces d'Amblyommidae récents, avec lesquels ils sont entrés en relation peut-être dès l'Asie, mais il ne reste plus trace de ces rapports parasitaires sur ce continent.

Les deux espèces de Rhipicentor (carte n°32) sont dans la plupart des cas de récolte d'adultes trouvés sur carnivores ou sur hérissons, Rhc.bicornis en Afrique orientale rhodésienne et angolienne, Rhc.nuttalli en Afrique australe; on ne connaît rien de la biologie de leurs préimagos. Les adultes sont vraisemblablement cryptophiles.

Deux espèces du sous-genre Rhipicephalus (Hyperaspidion) sont associées aux carnivores, Rh.armatus en Afrique somalo-masai, Rh.theileri en Afrique australe, ce qui fait supposer que leur habitat est caché, dans les fourrés denses, des excavations naturelles, des creux d'arbres (carte n°34). Quelques trouvailles de cette tique sur le rongeur Sciuromorphe Xerus inauris pourraient aussi s'interpréter comme concernant l'hôte original, et les récoltes sur carnivores comme des infestations à l'occasion de la chasse et de la capture du rongeur.

Enfin, Rh.carnivoralis, très voisin de Rh.appendiculatus, est inféodé à tous les stades aux carnivores dans les formations riveraines au milieu des steppes masai ou à leur périphérie, dans les communautés de montagne ou les savanes rhodésiennes (carte n°49).

Tubulidentés (carte n°34)

Les oryctéropes, autrefois présents en Asie et en Europe, sont aujourd'hui restreints au continent africain, où ils ont dû évoluer, en vase clos, à partir de Condylarthres du Paléocène. Malgré leur présence très ancienne en Afrique, bien qu'ils se creusent un vaste terrier, ils n'ont de tique associée que sur une partie seulement de son aire d'extension, qui recouvre les trois sous-régions non forestières de la région éthiopienne. Dans les steppes et savanes d'Afrique occidentale en effet, Rhipicephalus (Hyperaspidion) cuspidatus est constamment associé au terrier

de l'oryctérope, Orycteropus afer (Pallas), où il aborde bien sûr l'habitant principal du gîte, mais aussi tous les vertébrés qui s'y abritent, phacochère, porc-épic, chacals, hyènes, servals, pintades, francolins, etc.; tout parasitisme par Rh.cuspidatus dénote un séjour dans le terrier de l'oryctérope.

Il est surprenant que Rh.cuspidatus soit restreint à l'Afrique occidentale, ce qui indique une association récente. Les récoltes de tiques sur oryctéropes en Afrique orientale ou australe ont donné des espèces sélectives normales dans les zones considérées. On peut malgré tout se demander si les oryctéropes ne constituent pas les hôtes primitifs dans ces deux sous-régions des Hyperaspidion qu'on suppose associés aux carnivores, Rh. armatus et Rh.theileri; Rh.cuspidatus aussi infeste souvent les carnivores, surtout dans les steppes sahéliennes et les savanes nord-soudaniennes.

Hyracoides (cartes n°7, 25 et 45)

Les damans sont de très anciens habitants d'Afrique, attestés de l'Oligocène du Fayoum et du Miocène en Afrique orientale, mais leur origine remonte certainement plus haut.

Ceux qui sont associés à des tiques spécifiques ont leurs gîtes dans les chaos rocheux, au pied de falaises, dans des ravins, etc. Ils sont répartis en îlots, plus ou moins éloignés les uns des autres, et la subspécification est un phénomène constant chez les Procaviidae. Il s'ensuit que s'il y a association avec des représentants de certains genres de tiques, l'ancienneté des rapports aura pu déterminer la différenciation de nombreuses espèces, plus que dans d'autres cas d'associations spécifiques ou les populations des hôtes sont régulièrement dispersées.

On connaît ainsi un Ixodes (Afrixodes) brumpti en Ethiopie (sur Heterohyrax brucei Gray subsp.) I. (Afrixodes) procaviae en Afrique orientale (Procavia johnstoni Thomas, Dendrohyrax arboreus A.Smith), I. (Afrixodes) spinae du Transvaal (sur Procavia capensis coomsi Roberts).

Trois Haemaphysalis sont associées aux damans en Afrique orientale victorienne et en Ethiopie, Hm.bequaerti (sur Procavia habessinica slatini Thomas, Pr.capensis meneliki Neumann, Heterohyrax brucei hoogstraali Setzer), Hm.orientalis dans le secteur rhodésien (H.brucei manningi Wroughton, Dendrohyrax arboreus), Hm.cooleyi en Afrique australe (sur Pr.capensis coomsi).

Rhipicephalus distinctus infeste les damans d'Afrique orientale et australe (Pr.habessinica slatini, H.brucei hoogstraali, D.arboreus, Pr.capensis coomsi, Pr.capensis Pallas). Rh.boueti est le seul parasite connu des damans d'Afrique occidentale, Procavia ruficeps Hemprich & Ehrenberg.

Les Ixodes ont dû être associés très anciennement; les Haemaphysalis plus récemment, à partir de lignées parasites de mammifères de terriers. L'adaptation des Rhipicephalus est toute récente, ce que pourrait signifier l'absence de différenciation de Rh. distinctus dans les divers secteurs d'Afrique oriento-australe, tandis que la spécification est plus poussée chez Ixodes et Haemaphysalis.

Dans le cas des tiques spécifiques des damans, il est possible de trouver une illustration du mécanisme de différenciation spécifique des parasites, en rapport avec les anciennetés relatives du parasitisme par les divers genres, et avec l'isolement et la faible portée des déplacements des hôtes, ce qui restreint les communautés de reproduction dans les populations des damans et des tiques.

Proboscidiens (cartes n° 15 et 51)

Si les éléphants africains actuels proviennent d'Asie, l'origine même des proboscidiens doit être recherchée en Afrique; les mastodontes y ont évolué depuis l'Oligocène à partir desquels plusieurs vagues de migrations les ont portés vers l'Asie, l'Europe ou l'Amérique.

L'origine asiatique et l'absence de tiques spécifiques sur Elephas indicus Linné demeuré en Asie obligent à supposer que c'est en Afrique, lors du retour de la lignée que Loxodonta africana Blumenbach a trouvé ses parasites. Il ne peut s'agir alors que de parasites de mastodontes, occupant la même niche écologique que l'éléphant, qui, se substituant à eux dans leur habitat, s'est infesté de leurs ectoparasites au même temps. Le phénomène a dû se réaliser au moins pour Amblyomma tholloni, distribué sur toute l'aire tropicale de l'éléphant et qui, de morphologie primitive, semble d'évolution ancienne, à partir de souche américaine. Dans le cas d'Amblyocentor circumguttatus, le fait est moins probable, car tout fait supposer que l'origine du genre est asiatique ou américaine, et qu'il a été introduit en Afrique par les éléphants ou les rhinocéros. Amc. circumguttatus est représenté par la sous-espèce typique sur les éléphants de forêt équatoriale, où il est très fréquent; la sous-espèce Amc. circumguttatus cunhasilvai n'a été trouvée qu'une fois au Mozambique; cela ne permet de préjuger de rien quant à leur âge, sinon qu'il doit s'agir du Tertiaire Néogène, au moins quant à leur période de diffusion en Afrique.

Les Rhipicephalus parasites des éléphants selon toute probabilité sont plus récents encore; Rh. dux est limité au bloc forestier congolais, en semi-altitude (500-1.000 m); Rh. maculatus est distribué en Afrique orientale, dans les formations riveraines, où il entre aussi en contact avec d'autres ongulés comme les rhinocéros et les buffles.

Les éléphants d'Afrique australe tempérée n'ont pas de tiques spécifiques.

En ce qui concerne donc les tiques de l'éléphant d'Afrique, on voit donc qu'il y a une espèce de distribution ancienne, mésophile, occupant la même aire d'extension que son hôte, Amblyomma tholloni. Les autres espèces sont hygrophiles, Amblyocentor circumguttatus et Rhipicephalus dux (celui-ci cantonné en semi-altitude) en forêt ombrophile, la dernière est mésophile en Afrique orientale, Rh. maculatus. Là aussi les facteurs écologiques semblent primordiaux dans la détermination des possibilités de survie, compte tenu de la présence d'un hôte anciennement associé ou qui s'est substitué à un hôte plus ancien en occupant la même niche écologique.

Rhinocerotides (cartes n° 14 et 16)

Les Rhinocerotidae sont connus d'Eurasie et d'Amérique du nord depuis l'Eocène, mais c'est seulement du Miocène que date leur arrivée en Afrique; les espèces actuellement présentes, Diceros bicornis Linné et Ceratotherium simum Burchell sont attestées à partir du Pliocène, mais ont pu évoluer en Asie.

Il est possible que les rhinocerotides d'Amérique du nord soient impliqués dans l'évolution des Amblyocentor, de même que les Dermacentor semblent l'avoir été par rapport aux équins.

Les Amblyomma spécifiques des rhinocéros actuels ont pu évoluer en Afrique sur divers rhinocerotides, qui ont cédé la place et leurs parasites aux nouveaux arrivants, comme dans le cas des proboscidiens; il s'agit d'A. rhinocerotis distribué dans toute la sous-région orientale, et A. personatum restreint aux communautés de montagne du Kenya et du Kilimandjaro.

Amblyocentor rhinocerinus est associé aux rhinocéros comme A. rhinocerotis sur toute leur aire d'extension. Son origine est aussi obscure que dans le cas d'A. mc. circumguttatus. S'il est asiatique, il n'a plus d'équivalent sur les rhinocéros d'Asie, alors que Rhinoceros sondaicus Desmarest est parasité par A. crenatum Neumann, 1899.

Enfin A. sparsum, trouvé très fréquemment sur les rhinocéros, quelquefois sur les buffles, est en fait un parasite de reptiles, qui fait preuve ainsi d'une double préférence d'hôtes, conséquence certainement de son microhabitat.

Rongeurs Hystricomorphes Thryonomyidae, Bathyergidae et Rhizomyidae (cartes n°7 et 45)

Cet ensemble de rongeurs représente un élément archaïque dans la faune éthiopienne, les Thryonomyidae remontant au moins à l'Eocène supérieur, les Bathyergidae au Miocène.

L'aulacode (Thryonomys swinderianus Temminck) est représenté par plusieurs sous-espèces dans les savanes occidentales, en forêt équatoriale ou en Afrique orientale. Il vit dans le tapis végétal dense et haut des savanes humides ou des clairières de forêt, le plus souvent à proximité des plantations de manioc ou de canne à sucre, où il peut devenir abondant; il loge dans des terriers le long des cours d'eau.

Deux Ixodes (Afrizodes) lui sont associés, I.aulacodi en forêt équatoriale et dans les savanes subéquatoriales voisines, et I.ugandanus dans les savanes d'altitude victoriennes et dans les communautés de montagne, parfois dans les formations côtières (Mozambique et Zululand). C'est vraisemblablement la distribution de l'aulacode en fonction du réseau hydrographique qui en distingue des populations dans les unités géographiques naturelles; l'ancienneté de l'association des Ixodes avec les aulacodes a donc eu comme effet l'évolution séparée des tiques en rapport avec les aulacodes de deux sous-régions différentes; ils se distinguent d'ailleurs tous deux par une morphologie plus simple de tous les autres Afrizodes; on peut supposer qu'il s'agit de cerctères primitifs : l'aulacode aurait stabilisé la structure morphologique de l'ancêtre vraisemblablement commun à ces deux espèces, au moment de l'association qui pourrait donc remonter au début du Tertiaire; les espèces se seraient différenciées, fort peu d'ailleurs, ultérieurement, par le fait de l'isolement entre les populations des hôtes (carte n°7).

C'est la fixation précoce d'un type primitif qui a dû également se réaliser avec Rhipicephalus simpsoni, qui semble comme indifférencié morphologiquement par rapport aux autres espèces du groupe de Rh.simus, du fait de ses caractères très synthétiques. L'âge récent des Rhipicephalus n'a pas encore permis de différenciation chez les parasites de l'aulacode, comme cela s'est produit pour les Ixodes : Rh.simpsoni est présent sur toute l'aire d'extension de son hôte, et ceci même dans les savanes de type subtropical ce qui n'arrive pas avec les Ixodes. Rh.simpsoni pourrait être le plus ancien des Rhipicephalus africains, contemporains de leur arrivée au Miocène (carte n°45).

Ces rongeurs des familles des Bathyergidae (genres Bathyergus, Georchus, Cryptomys) et des Rhizomyidae (Tachyoryctes, Rhizomys) sont de distribution restreinte aux zones d'altitude d'Afrique orientale et australe; ils creusent des terriers.

Les représentants des deux familles sont infestés par Exopalpiger alluaudi; les Tachyoryctes d'Afrique orientale sont de plus associés à Ixodes (Afrizodes) rotundatus (carte n°9).

Rongeurs Hystricomorphes Hystricidae (cartes n°24, 34 et 44)

A la différence avec les aulacodes, les porcs-épics et les athérures sont d'origine asiatique, et de pénétration plus récente en Afrique, à partir du Pliocène.

Hystrix senegalica Cuvier, d'Afrique occidentale, du fait qu'il se réfugie habituellement dans les terriers de l'oryctérope, entre en contact avec Rhipicephalus cuspidatus, dont les larves et les nymphes sont des parasites habituels du porc-épic dans ces conditions; mais il ne s'agit aucunement de spécificité parasitaire (carte n°34).

Dans les communautés de montagne du Kenya et du Kilimandjaro, Hystrix africae australis Peters est parfois infesté par Rhipicephalus planus; on ne sait pas s'il s'agit d'une association habituelle ou occasionnelle. Ce même porc-épic oriental ne présente pas d'association préférentielle avec les tiques des savanes et steppes d'Afrique orientale et australe.

En forêt équatoriale et dans les communautés de montagne, Haemaphysalis tauffliebi est inféodée aux Hystricidae, à l'athérure (Atherurus africanus Gray) en forêt, au porc-épic oriental en Ethiopie (carte n° 34). Cette tique appartient à la lignée des Haemaphysalis de rongeurs d'Asie, Australie et Eurasie mésogénée.

Rongeurs Sciuromorphes (cartes n°7, 25 et 34)

Les Sciuromorphes ont dû pénétrer en Afrique au Miocène; leur origine est asiatique ou américaine et remonte à l'Oligocène.

Les Sciuridae établissent des gîtes spécialisés; les Xerini sont terrestres et vivent dans des terriers; les Funambulini sont arboricoles et creusent leurs nids dans les troncs d'arbres.

Les Xerini sont représentés par plusieurs espèces, dont deux sont étroitement associées à des Haemaphysalis : Xerus erythropus Geoffroy, d'Afrique occidentale, à Hm.houyi, et X.rutilus Cretzschmar d'Afrique somalo-masai, à Hm.calcarata. Ces deux écureuils terrestres s'excluent dans leurs distributions, ainsi que leurs parasites (carte n°25).

Une espèce australe, Xerus (Geosciurus) inauris Zimmermann, n'a pas d'Haemaphysalis associée, mais a été quelquesfois constatée comme hôte de Rhipicephalus theileri, en même temps que des carnivores; s'il ne s'agit pas d'un parasitisme occasionnel, l'écureuil terrestre du Cap pourrait constituer alors l'hôte original de Rh.theileri, et les carnivores des hôtes secondaires, infestés lors de la recherche de l'écureuil en fouillant son terrier, ou lors de sa capture (carte n°34).

Les Funambulini de forêt équatoriale sont infestés, au niveau de la sous-famille semble-t-il, par Ixodes (Afrixodes) browningi, dans le bloc guinéen et le bloc congolais (carte n°7), et par I. latus sur les massifs montagneux d'Afrique orientale.

Pedetes caffer est très anciennement présent en Afrique (Miocène inférieur); il appartient à une superfamille différente des Sciuroidea, les Pedetoidea. On a signalé sur lui quelques Haemaphysalis habituellement associées à d'autres mammifères; il se pourrait qu'une étude attentive révèle l'existence de tiques spécifiques de Pedetes caffer Forster.

Rongeurs Myomorphes (carte n°10)

Les rongeurs myomorphes n'entretiennent pas de rapport de spécificité avec les tiques, mais de sélectivité, à tous les stades pour les tiques endophiles : Ixodes (Afrixodes) spp., Haemaphysalis spp. (Hm. erinacei baléarctique), Rhipicephalus spp. (Rh. schulzei d'Asie centrale, Rh. ranachandrai des gerbilles indiennes); envers les préimagos en ce qui concerne les télotropes et les ditropes : Ixodes (Afrixodes) spp., Haemaphysalis spp., Dermacentor spp., Rhipicephalus spp., Hyalomma spp.

Les Ixodidae et Amblyommidae endophiles sélectifs des Myomorphes infestent en pratique les terriers des rongeurs disponibles dans une zone, compte tenu des conditions climatiques qui régissent la composition de la faune mammalienne locale, qu'il s'agisse de Cricetidae, Muridae, Gerbillidae ou de Dipodidae.

En Afrique, ce sont les espèces des groupes d'Ixodes (Afrixodes) nairobiensis et d'I. (A.) elongatus qui représentent ces espèces endophiles sélectives uniquement de rongeurs Myomorphes (carte n°10).

D'après les documents paléontologiques, les Myomorphes sont d'origine asiatique. Ils ont évolué à partir du Miocène, en même temps que les ruminants et dans les mêmes zones, et ont permis la différenciation des Dermacentor, Hyalomma et Rhipicephalus fondamentalement ditropes. Ils ont émigré en Amérique septentrionale et vers l'Eurasie occidentale et vers l'Afrique par voie de terre; vers l'Australie à partir de l'Indonésie, vers Madagascar à partir de la côte orientale d'Afrique, par trains de bois arrachés aux rives lors des crues des fleuves, et dérivant sous la poussée des courants. C'est de cette façon que certains Cricetidae miocènes africains sont passés à Madagascar par le jeu du hasard, et y ont évolué indépendamment en donnant la sous-famille des Nesomyinae.

Les espèces endophiles, sélectives d'insectivores ou de rongeurs Myomorphes, peuvent être associées dans une zone à de nombreux petits mammifères, mais leur possibilité d'existence dépendra surtout de la nature du

sol, au milieu d'une zone climatiquement favorable. Les sols de forêt ombrophile ou des communautés de montagne sont homogènes sur de très grandes surfaces, et les tiques trouvent à peu près partout des conditions équivalentes. Dans les savanes d'Afrique orientale, dans les savanes, steppes et prairies d'Afrique australe, le sol est souvent dénudé et se présente comme une mosaïque de massifs rocheux anciens, d'alluvions sableux, de croûtes latéritiques, de zones d'inondation de fleuves. Entre les aires favorables à l'établissement d'une tique endophile il peut donc exister des zones impropres à sa survie, qui créent autant de barrières écologiques entre les populations d'une même espèce. C'est vraisemblablement ce qui se passe avec les espèces du groupe d'Ixodes elongatus, parasites de rongeurs Myomorphes; quel que soit le niveau systématique auquel situer les variations morphologiques observées chez les représentants de ce groupe, ces variations doivent correspondre à l'isolement plus ou moins accusé des populations de l'espèce ou du complexe d'espèces sur des aires écologiquement limitées.

Lagomorphes (cartes n°5, 29 et 37)

Les léporides, lièvres et lapins, sont d'origine nord-américaine. Vis-à-vis des tiques, ils se comportent soit comme des petits mammifères (Amblyomma, Hyalomma, groupe de Rhipicephalus pravus), soit comme des grands mammifères (Ixodes, Haemaphysalis, groupe de Rhipicephalus sanguineus). Ils n'ont habituellement que des tiques sélectives, quand ils ne construisent pas de nids ou de gîtes bien protégés. C'est le cas des Lepus spp., Pronolagus spp. d'Afrique. La situation est différente avec le lapin de garenne d'Europe occidentale et du Maghreb, Oryctolagus cuniculus Linné, qui est fouisseur; le lapin et son terrier sont alors infestés par plusieurs tiques spécifiques à quelques stades ou à tous : Ixodes festai (carte n°5) qui a la même distribution originelle que son hôte, Rhipicephalus pusillus (carte n°37) restreint au maquis méditerranéen occidental, Hyalomma lusitanicum (seulement les préimagos) du maquis méditerranéen occidental (carte n°29). Une quatrième espèce, Haemaphysalis hispanica, n'est connue que d'Espagne et au sud de la France, non du Maghreb.

Suiformes (cartes n°16 et 44; carte n°15)

Les prédécesseurs des Suiformes actuels sont connus d'Eurasie et d'Amérique du nord à l'Oligocène, d'Afrique au Miocène inférieur. Dans le monde entier ils sont associés à quelques tiques spécifiques, surtout dans les zones équatoriales ombrophiles, où ils fréquentent souvent d'ailleurs les abords des cours d'eau, pour s'y baigner ou se rouler dans la boue.

Les Suidae de forêt équatoriale d'Afrique sont représentés par le potamochère (Potamochoerus porcus Linné), et l'hylochère (Hylochoerus

meinertzagani Thomas) spécial au bloc congolais; dans tout ce domaine forestier, ils sont associés à Amblyomma paulopunctatum (carte n°16) et à Rhipicephalus complanatus (carte n°44). Ils peuvent être d'autre part parasités par d'autres espèces de forêt, habituellement inféodées aux petits ruminants (Ixodes spp., Haemaphysalis parvata, Rh. ziemanni); il est à noter que Rh. aurantiacus du buffle est assez souvent trouvé sur le potamochère; ceci s'explique par le fait que celui-ci peut s'aventurer dans les parages très humides ou marécageux qui constituent l'habitat du buffle.

En Afrique orientale, le potamochère est infesté par Rhipicephalus reichenowi, des végétations riveraines ou de bas-fonds, qui représentent son territoire habituel; la tique cependant peut se retrouver sur un grand nombre d'hôtes qui fréquentent ces mêmes endroits, si bien qu'on ne peut pas véritablement la considérer comme spécifique du potamochère d'Afrique orientale; il n'est pour elle qu'un hôte préférentiel, du fait de son éthologie; c'est plus exactement une tique localisée (carte n°44).

Le potamochère malgache, P. larvatus Cuvier, n'a pu parvenir dans la Grande Ile que sur les trains de bois flottants arrachés aux rives lors des crues des fleuves de Tanzanie ou du Mozambique, et poussés par les courants vers le large; il ne semble pas avoir de tique spécifique

Les Hippopotamidae ont dû apparaître en Afrique au milieu du Tertiaire, et s'y substituer aux Moeritherium, proboscidiens semi-aquatiques, dont ils ont occupé la niche écologique. Hippopotamus amphibius Linné, dans les cours d'eau au milieu des steppes et savanes sèches d'Afrique orientale, est associé à Cosmiomma hippopotamense (carte n°15). L'origine de ce genre monospécifique est obscure, car on ignore s'il s'est différencié en Afrique même à partir d'Amblyomma, ou s'il est plus directement apparenté aux ancêtres des Amblyocentor, de provenance plus vraisemblablement asiatique dans ce cas; on sait en effet que les Hippopotamidae ont eu une vaste extension paléotropicale à la fin du Tertiaire.

Equins (cartes n°22, 33 et 51)

Du fait de leur éthologie, les équins ne semblent pas aptes à s'associer plus étroitement avec certaines espèces de tiques, car habitant des zones ouvertes, le plus souvent steppes ou savanes sèches, ils côtoient de nombreux autres ongulés, avec lesquels ils partagent la faune des tiques en place.

Il semble cependant qu'il y ait une certaine relation entre l'extension de Rhipicephalus pulchellus et celle du zèbre de Grant (Equus burchelli granti de Winton) somalo-masaï; mais ici le facteur écologique apparaît comme dominant et suffisant pour rendre compte de la distribution de la tique (carte n°51).

Il serait également à envisager la relation originelle entre Rh.evertsi mimeticus et le zèbre de Hartmann (Equus zebra hartmannae Matschie) (carte n°33).

Dans l'ignorance où l'on est des hôtes sauvages de Margaropus winthemi, il faut remarquer qu'il correspond à l'aire d'extension du quagga (Equus quagga Gmelin) et du zèbre vrai (Equus z.zebra Linné): sa préférence envers les chevaux et ânes pourrait indiquer qu'il s'agit d'un parasite de ces zèbres, qui ont été exterminés au XIXème siècle (carte n°22).

Les espèces citées ici se ressemblent par leurs cycles monotropes, triphasiques (Rh.pulchellus), diphasique (Rh.evertsi mimeticus) ou monophasique (M.winthemi). Ce pourrait être précisément une adaptation à la mobilité des équins dans les formations très ouvertes.

Ruminants Bovidae : Alcelaphinae, Antilopinae, Cephalophinae, Hippotraginae, Reduncinae et Tragelaphinae

Un certain nombre de genres de Bovidae connus aujourd'hui des savanes d'Afrique sont attestés aux Indes au Miocène (Strepsiceros, Hippotragus, Redunca); la richesse de la faune africaine de ce point de vue ne doit pas faire oublier que la famille a évolué ailleurs. Un phénomène semblable existe avec la prolifération des espèces de Rhipicephalus en région éthiopienne, alors qu'eux non plus n'ont pas évolué sur ce continent. On peut seulement constater que les ruminants sont passés en Afrique vraisemblablement au moment même de leur crise de différenciation spécifique, en pleine jeunesse évolutive, c'est ce qui rend compte de l'abondance des genres et des espèces sur le continent africain. Les Rhipicephalus sont arrivés au même moment, et certainement sur les ruminants, et ont connu une phase de spécification analogue.

La plupart des Bovidae se déplacent sur l'ensemble d'une zone, dans ses associations végétales d'équilibre, savane boisée ou steppe boisée, chaque espèce de Bovidae suivant ses préférences phytoclimatiques. Dans ces conditions, c'est dans leur ensemble qu'ils assurent les cycles des tiques qui les infestent à certains de leurs stades ou tous. Ce sera le cas, en Afrique, des Amblyomma télotropes, des Hyalomma ditropes, des Rhipicephalus ditropes, des Rhipicephalus monotropes diphasiques et monophasiques (groupes de Rh.evertsi et Rh.appendiculatus), des Boophilus monophasiques.

Dans les fourrés plus denses, les ruminants pourront entrer en contact occasionnel avec des Haemaphysalis cryptophiles. Dans la végétation riveraine des cours d'eau, des mares ou des lacs, ils pourront s'infester de tiques du buffle, du rhinocéros ou même de l'éléphant.

Ruminants Bovidae : Caprinae et Ovinae (carte n°36)

Les ovins et caprins sauvages, mouflons et bouquetins, sont distribués dans les zones montagneuses principalement dans la sous-région mésogéenne, d'où ils ont débordé sur les massifs alpins et himalayens. Dans les steppes pré-tropicales ils ont été vraisemblablement à l'origine, en même temps que les équins sauvages et les gazelles paléarctiques, de la différenciation du sous-genre diphasique Rhipicephalus (Digineus); Rh. bursa correspond approximativement à cette aire; son vicariant éthiopien Rh. evertsi a dû être introduit en Afrique par les zèbres et les gazelles.

Une évolution originale s'est produite dans les massifs sahariens dans le cas de Pterygodes fulvus, seul représentant d'un genre qui participe des Hyalomma et des Rhipicephalus; cette évolution semble surtout liée à celle du mouflon à manchettes Ammotragus lervia (Pallas) en ce qui concerne les adultes, aux rongeurs Ctenodactylidae (goundis) pour les stades préimaginaux.

Ruminants Bovidae, Bovinae : Syncerus caffer (cartes n°13, 16, 38 et 42)

Les buffles se distinguent des autres Bovidae par leur habitat particulier dans les zones marécageuses, les bas-fonds, les fourrés riverains denses en savane, les marécages et les abords des cours d'eau en forêt.

Les buffles d'Afrique sont classés en deux ou trois sous-espèces par les auteurs actuels. Syncerus caffer nanus Boddaert est le buffle nain rouge de forêt équatoriale; on y reconnaît parfois une forme d'adaptation à la savane, en semi-altitude (savanes oubanguiennes) ou en altitude (savanes angoliennes), dans les galeries forestières de vallées. Les buffles noirs d'Afrique orientale sont considérés comme une seule sous-espèce (S.c.caffer) ou comme constituant deux sous-espèces : S.caffer aequinoctialis Blyth, sur les massifs montagneux d'Afrique orientale, et S.c.caffer Sparrmann des savanes rhodésiennes et des savanes tropicales australes.

Il est remarquable que la distribution des quelques espèces de tiques associées aux buffles concorde avec la systématique des hôtes.

S.caffer nanus est caractéristiquement infesté par Amblyomma splendidum, Rhipicephalus cliffordi et Rh. aurantiacus en forêt, par les deux premiers seulement dans les galeries riveraines au milieu des savanes guinéennes; dans les savanes oubanguiennes et angoliennes, le buffle nain savanicole présente alors Amblyomma astrion et Rh. cliffordi; dans les savanes congolaises, les récoltes des deux A. splendidum et A. astrion sont possibles. Il est à noter qu'en forêt, Boocercus eurycerus (Gilby, le bongo, et en savanes guinéennes le kobe onctueux (Kobus defassa Rueppell) peuvent présenter les tiques du buffle nain, du fait de certains points communs dans leur éthologie.

Sur les massifs d'Afrique orientale, S.caffer aequinoctialis est infesté par Amblyomma cohaerens, Rhipicephalus compositus, Rh.hurti et Rh. supertritus. Ses déplacements dans les savanes font que ses parasites se retrouvent sur les autres ruminants plus fréquemment que dans le cas des tiques du buffle nain; de plus au milieu des steppes masai, les ongulés sont tous obligés d'entrer dans les formations riveraines pour boire. Par ailleurs, du fait d'une communauté dans l'habitat, le buffle peut être parasité par des tiques de rhinocéros et d'éléphant.

Dans les savanes rhodésiennes du sud de l'Afrique orientale, S.c.caffer est associé avec Rh.compositus, mais avec un autre Amblyomma, A.eburneum, qui peut occasionnellement infester d'autres ongulés comme dans le cas d'A.cohaerens (carte n°13).

Ruminants Giraffidae (cartes n°22 et 50)

La nature de l'association parasitaire entre Giraffa camelopardalis Linné et deux espèces de tiques est mal connue; ce sont semble-t-il des espèces rares, à moins qu'elles aient été confondues des espèces voisines.

Rhipicephalus camelopardalis a été récolté dans les steppes masai de Tanzanie et du Kenya (carte n°50).

Margaropus reidi est connu seulement du Bahr el Ghazal au Sudan, dans les savanes nord-soudaniennes (carte n°22).

Dans le cas des Giraffidae il ne semble pas que l'écologie des hôtes rende compte de l'existence de tiques spécifiques. Les girafes (et l'okapi) constituant les uniques représentants actuels d'un rameau qui a connu une grande abondance de formes à la fin du Miocène, qui a pu donner lieu à des différenciations concomitantes de parasites, Rhipicephalus camelopardalis et Margaropus reidi peuvent s'interpréter comme des exemples de spécificité, non pas écologique, mais phylogénétique; ces deux aspects sont ici nettement distincts, alors qu'ils sont liés dans le cas des parasites des rhinocéros, éléphants, buffles, etc., où l'écologie demeure au premier plan devant les préférences trophiques dans l'interprétation de la distribution des tiques.

Conclusions sur la distribution des tiques spécifiques

Lorsque l'hôte présente une aire d'extension restreinte, la tique spécifique peut présenter la même aire d'extension que son hôte (les Haemaphysalis des écureuils terrestres).

Lorsque l'hôte possède une vaste aire d'extension, habituellement plusieurs tiques spécifiques se partagent cette aire en fonction des diverses zones phytoclimatiques; dans ce nombre, une tique peut recouvrir toutes les zones occupées (Amblyomma tholloni de l'éléphant, Rhipicephalus simpsoni de l'aulacode, Amblyomma rhinocerotis et Amblyocentor rhinocerinus du rhinocéros), ou seulement quelques unes (tiques des buffles).

Lorsqu'une tique est spécifique de plusieurs espèces voisines de vertébrés, la dépendance des facteurs locaux est encore plus nette (cas des nombreux parasites des damans, des tortues).

En conclusion, l'association parasitaire en uni- ou pluri-spécificité, loin de libérer l'Ixodidae ou l'Amblyommiidae des nécessités climatiques, ne fait qu'ajouter une condition supplémentaire à ses possibilités d'établissement et de survie.

Il est remarquable que dans le cas des grands ongulés à habitat particulier (éléphant, potamochère, buffle), leurs localisations sont différentes en Afrique occidentale et orientale. En Afrique occidentale, ils sont fondamentalement associés à la forêt ombrophile et aux galeries riveraines qui en émanent dans les savanes voisines, tandis qu'en Afrique orientale ces mêmes ongulés ne se retrouvent que dans des formations riveraines. Ces différences écologiques sont certainement en relation d'une part avec les différences spécifiques entre les parasites associés (Amblyomma paulopunctatum, A.splendidum, Rhipicephalus cliffordi, Rh.complanatus, Rh.dux sont forestiers; A.cohaerens, A.eburneum, A.sparsum, Rh.compositus, Rh.maculatus, Rh.reichenowi sont orientaux), d'autre part avec le fait que les contacts entre éléphants, potamochères et buffles avec les autres ongulés de steppes et de savanes y sont plus fréquents, ainsi que les interférences entre leurs faunes parasites. Les tiques des ongulés des formations riveraines s'y retrouvent plus souvent sur ruminants autres que les Bovinae, en même temps que les échanges de parasites sont presque habituels entre l'éléphant, le potamochère et le buffle.

CONSTITUTION DE LA FAUNE DES TIQUES D'AFRIQUE

Les considérations biogéographiques exposées dans les chapitres précédents rendent compte de la distribution des espèces à la surface du continent africain, plus spécialement en ce qui concerne la région éthiopienne; l'étude des facteurs écologiques précise les possibilités d'existence des espèces et leurs extensions différentes dans une unité géographique naturelle, recouvrant plusieurs zones phytoclimatiques. Cette recherche concerne une situation actuelle, au niveau spécifique, sous un aspect statique. Cette situation est le résultat de la stabilisation climatique qui remonte à la fin du Néogène; l'adaptation ou la différenciation des espèces se sont réalisées en fonction des manifestations actuelles des climats selon les zones naturelles, ce qui détermine soit des associations d'espèces au sein des mêmes zones, soit des combinaisons sur les diverses zones d'une sous-région ou d'un secteur.

Pour interpréter les différences de composition faunistique entre secteurs, sous-régions, régions ou continents, il faut faire intervenir l'histoire du peuplement végétal et animal à ces divers niveaux, sous un aspect évolutif et dynamique, qui s'adresse alors au groupe d'espèces, au sous-genre ou au genre, voire à la famille. C'est-à-dire aux entités taxonomiques qui ont précédé les espèces actuelles, et à partir desquelles elles se sont différenciées. Une telle étude a recours en conséquence aux données de la paléontologie et de la paléogéographie.

En ce qui concerne les tiques, les documents se ramènent à deux fossiles. On connaît un Ixodes succineus Weidner, 1964, 143, de l'ambre de la Baltique (Oligocène); c'est une espèce qui s'intègre parfaitement dans le groupe d'I. ricinus représenté dans les faunes paléarctique et néarctique. On a d'autre part signalé sur le rhinocéros laineux, Tichorhinus antiquitatis, qui vivait en Europe aux époques glaciaires, un mâle d'un Dermacentor déterminé comme D. reticulatus, dans l'ozocérine de Galice (KULCZYNSKI, 1916, 42); il s'agit donc d'une trouvaille pléistocène.

Hormis ces deux références, tout le reste ne pourra constituer que des hypothèses. Ces hypothèses cependant pourront se justifier de plusieurs manières.

Le schéma phylogénique des Ixodidae et des Amblyomidae, tel qu'il peut être supposé à partir des données morphologiques, fournit déjà un enchaînement vraisemblable des formes et une chronologie au moins relative.

Il est possible de tenir compte des rapports d'hôtes et des préférences trophiques des espèces actuelles; le tableau en est suffisamment varié au sein d'une espèce ou d'un genre pour permettre d'entrevoir les associations parasitaires primitives de celles plus récentes. La paléontologie des vertébrés renseigne sur la progression, la succession des ordres ou des familles, sur les dates repères d'apparition d'un nouveau type mammalien, à niche écologique inédite, en même temps que sur les foyers d'évolution et la direction des migrations.

La paléogéographie permet de comprendre la diffusion des formes nouvelles en fonction des ponts intercontinentaux existant à une époque donnée, ou leur confinement au contraire du fait de l'isolement (Madagascar depuis le Paléocène, l'Amérique australe du Crétacé au Pliocène), les modifications des limites des continents, les phénomènes d'orogénie ou le volcanisme.

La paléoclimatologie, basée surtout sur l'étude des flores fossiles, fournit des précisions importantes sur les possibilités de développement d'un genre, en fonction de ses exigences actuelles qui ont dû varier, même si quelques espèces ont pu s'adapter isolément à des conditions différentes, dans des zones marginales. Il est possible également de savoir de cette façon si un groupe animal (vertébrés ou tiques) peut effectivement circuler sur un pont intercontinental à l'époque où il existe.

Tous ces renseignements permettent de préciser des dates limites, entre lesquelles un événement évolutif ou une émigration peuvent avoir lieu.

Ce qu'il faut confronter à toutes ces données, c'est l'extension actuelle d'un genre, d'un sous-genre ou d'un groupe d'espèces. En ce qui concerne le sujet de ce travail, quels sont les points de comparaison entre la composition de la faune des diverses sous-régions d'Afrique éthiopienne avec celle des régions orientale, paléarctique ou néotropicale ? Il faudra tenter d'interpréter la formation de la faune éthiopienne des tiques par comparaison avec les faunes des autres continents.

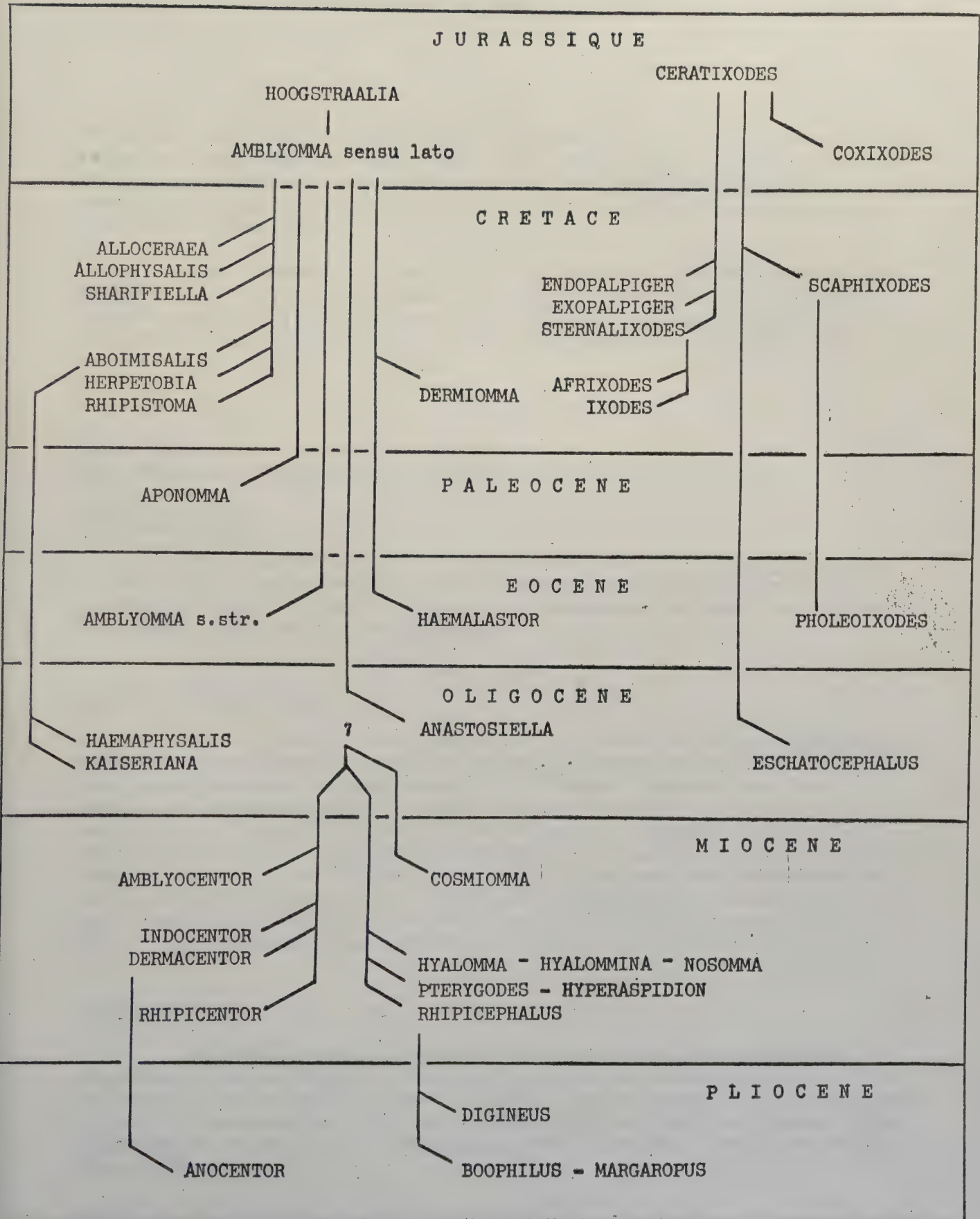
En fait la paléontologie ne donne pas véritablement la date d'apparition d'un groupe, mais celle de son plus ancien représentant connu; il faudra donc supposer ce groupe plus âgé que ses restes les plus anciens; dans la perspective de ce travail sur les tiques, les conclusions des paléontologistes de vertébrés sont adoptées dans leur expression la plus équilibrée, faisant la part entre ce qui est vérifié et ce qui l'est moins. De toute façon, vertébrés et parasites sont certainement plus anciens que le hasard de la découverte des fossiles permet de le présumer; hôtes et tiques ont dû se différencier concurremment, même si les vitesses ou les degrés d'évolution sont différents.

Dans la première partie de ce chapitre, sera proposée une chronologie, au moins relative, dans l'apparition des divers genres d'Ixodidae et d'Amblyommidae, et dans leur diffusion à travers les continents. Il a été fait allusion à ces événements à propos de chaque genre. Il est cependant nécessaire de regrouper ces données, pour les situer au cours des époques géologiques.

Dans une deuxième partie, cette évolution sera synthétisée époque par époque, avec références aux cartes de paléogéographie.

Il est remarquable que les hypothèses nécessaires à la compréhension de la situation actuelle des connaissances en diverses disciplines (géologie, botanique, zoologie des invertébrés terrestres, etc.), sont

PHYLOGENIE DES AMBLYOMMIDAE ET DES IXODIDAE



également nécessaires, et dans les mêmes termes, en ce qui concerne la distribution des genres et espèces actuels de tiques. Il y a concordance dans les nécessités d'explication théorique des phénomènes passés et présents relatifs à chacun de ces domaines, et les diverses hypothèses de travail vont dans le même sens.

Les documents de base sur la paléontologie des vertébrés ont été GRASSE et ses divers collaborateurs (1955, 17 (1-2) : 1-1170, 1171-2300), LAVOCAT (1967 : 1-190) et KURTEN (1968 : 1-256). En ce qui concerne la paléogéographie, JOLEAUD (1939, 1-40) et surtout H. et G. TERMIER (1952 : 1-721).

Hypothèses sur la chronologie évolutive des genres d'Ixodoidea

Nuttalliellidae

Il n'est pas possible d'assigner un âge à Nuttalliella namaqua; sa rareté dans les zones arides d'Afrique australe s'accorde avec son caractère d'espèce relictée. Il s'agit d'un descendant des premières lignées ixodiennes différenciées des Argasidae.

Ixodidae sensu stricto

Par la structure des palpes et de l'organe de Haller, Ceratixodes se montre plus primitif que les Amblyommidae les plus archaïques. Il n'y a dans la faune actuelle aucun exemple de structure intermédiaire entre Ixodidae et Amblyommidae; leur séparation est complète au Jurassique, si on se fonde sur l'interprétation de l'ancienneté de Ceratixodes uriae des oiseaux côtiers et des Amblyomma (Hoogstraalia) de reptiles. L'ancêtre commun remonte donc à la fin du Primaire au moins, ainsi que leur détachement de la souche des Argasidae, parallèlement aux Nuttalliellidae. Il faudrait donc admettre que c'est dès l'apparition de vertébrés terrestres, les reptiles cotylosauriens du Permien, que commence l'évolution des Ixodoidea.

Ceratixodes

Ceratixodes uriae associé aux oiseaux marins des ordres des Alciformes, Péléciformes, Procellariiformes et Lariformes, attestés déjà au Crétacé, est vraisemblablement en place à cette époque; cette ancienneté, au vu de l'archaïsme de la morphologie de la tique, peut certainement être repoussée au Jurassique, où Ceratixodes pouvait infester les reptiles planniers côtiers.

Coxixodes

Coxixodes ornithorhynchi, de l'ornithorhynque de Tasmanie, est de morphologie très primitive, qui témoigne, ainsi que son association parasitaire, d'une grande ancienneté; il doit être en place dès le Crétacé.

Scaphixodes

Les Scaphixodes d'oiseaux côtiers sont également très primitifs et ont encore beaucoup d'affinités avec Coxixodes; leur présence est possible dès le Néocrétacé.

Au milieu du Tertiaire, ils se sont adaptés aux Passériformes et la petite taille des hôtes a certainement déterminé une réévolution; tous ces Scaphixodes récents sont en effet de morphologie longiligne (groupe de Sc.frontalis), alors que les Scaphixodes anciens (groupe de Sc.signatus) sont brévilignes.

Eschatocephalus

Les Ixodidae parasites des microchiroptères de l'Ancien-Monde se présentent comme des espèces de caractère archaïque proches des Scaphixodes, notamment Esc.simplex bréviligne; Esc.vespertilionis conserve ces caractères, mais a subi une hyperévolution qui lui donne une morphologie très longiligne (en liaison certainement avec la petite taille des chauves-souris; Esc.simplex cependant a pu subsister sans cette adaptation).

Leur distribution qui exclut les Amériques oblige à supposer leur différenciation à partir de l'Oligocène, après rupture du pont atlantique islandais et refroidissement du climat sur le détroit de Behring. L'origine à partir de parasites d'oiseaux tels que les Scaphixodes est vraisemblable, du fait de certaines analogies éthologiques et physiologiques entre ces deux groupes de vertébrés. Le cas s'est produit d'ailleurs avec les Argasidae de chauves-souris (Argas et Carios, Alectorobius et Reticulinasus).

Endopalpiger; Exopalpiger; Sternalixodes

Ce groupe d'Ixodidae est représenté par une quinzaine d'espèces en Australie actuellement, associée aux marsupiaux. Exopalpiger présente d'autre part quatre espèces isolées de par le monde (Ex.alluaudi sur les montagnes d'Afrique, Ex.trianguliceps en Eurasie occidentale moyenne ou alpine, Ex.andinus et Ex.jonesae dans les Andes. Dans cette situation, la diffusion des Exopalpiger n'est possible qu'à la fin du Crétacé; cette époque concorde d'ailleurs avec l'extension des marsupiaux. La faune australienne donnerait donc l'image des rapports parasitaires à la fin du Secondaire. En dehors de l'Australie, les Exopalpiger se sont maintenus sur insectivores et sur rongeurs. Pour permettre cette diffusion, il est plus

logique d'imaginer l'origine du genre en Asie orientale.

Les Sternalixodes sont les plus évolués des Ixodidae de marsupiaux australiens; par plusieurs caractères, ils annoncent les Ixodes sensu stricto; leur origine en Asie orientale également s'accorderait avec la possibilité pour eux de passer en Australie, et de détacher les lignées des Ixodes sensu stricto, qui ont émigré en Eurasie, en Amérique et en Afrique. C'est la concurrence avec les Ixodes qui a peut-être éliminé les Exopalpiger et Sternalixodes partout ils coexistaient, sauf en quelques situations moins favorables aux Ixodes, en altitude ou en zone tempérée froide.

Ixodes

Les Ixodes sensu stricto sont constitués en deux sous-genres, I. (Ixodes) dont le type est I. ricinus et I. (Afrixodes) dont le type est I. cumulatimpunctatus (voir l'introduction au chapitre sur Ixodes). Les premiers sont distribués en Eurasie, paléarctique et orientale, ainsi qu'en Amérique; les Afrixodes sont connus du Deccan, de Madagascar et d'Afrique éthiopienne.

Ixodes et Afrixodes ont certains caractères communs avec les Sternalixodes, mais le plus proche de ces derniers est Afrixodes. Si on admet qu'ils peuvent tous se regrouper sous une origine commune, Afrixodes représente la lignée proprement tropicale dérivée des Sternalixodes, et Ixodes la lignée dont la plupart des espèces sont adaptées aux climats tempérés. Les affinités climatiques rapprochent encore Afrixodes et Sternalixodes.

Ixodes et Afrixodes étant donc vraisemblablement apparus en Asie tropicale, les migrations d'Ixodes sont possibles à diverses époques; la question est différente pour Afrixodes, qui doit être en place au Néocrétacé au plus tard, pour pouvoir passer à Madagascar avec les ancêtres des lémurien et des tenrecs actuels. Au Paléocène, les espèces du Deccan peuvent pénétrer en Afrique du fait de sa réunion avec ce continent; ultérieurement, il demeure encore à envisager la possibilité de passage d'espèces africaines à Madagascar sur les rongeurs Cricetidae, transportés par hasard sur la végétation arrachée par les crues et dérivant au large. Mais il ne s'agirait que de quelques espèces.

Les Ixodes (Ixodes) sont vraisemblablement de la même époque que les Ixodes (Afrixodes); ils ont eu tout le Tertiaire pour réaliser leur diffusion, mais elle a dû avoir lieu au cours du Paléogène; les lignées qui avaient pénétré en Amérique néarctique ne sont passées en Amérique australe que lors de sa réunion au reste du continent au Pliocène, avec les Cervidae.

Cette théorie s'accorde avec la trouvaille du fossile I. succineus Weidner, 1964, de l'Oligocène (ambre balte).

Les analogies morphologiques et l'écologie endophile des Pholeoixodes et des Scaphixodes anciens font supposer une parenté phylogénétique; la dérivation des Pholeoixodes à partir des Scaphixodes semble logique; certains Pholeoixodes sont toujours parasites d'oiseaux, des Passériformes; les autres sont associés aux mammifères, en premier lieu les carnivores; la différenciation du genre aurait donc pu se produire lors de l'apparition de ces derniers, dès l'Eocène. La distribution des espèces indique d'ailleurs, par le caractère très composite de la morphologie chez les espèces néarctiques, que le centre d'évolution de genre se situe en Amérique septentrionale; les espèces paléarctiques, de morphologie plus uniforme, correspondent à l'évolution de certaines lignées seulement, celles qui auront pu pénétrer en Eurasie par le pont de Behring ou le pont atlantique islandais; cette dernière voie d'entrée n'existe justement plus après l'Eocène, et c'est elle qui rend le mieux compte de la distribution des Pholeoixodes paléarctiques.

Amblyomidae (tableau n°10)

Les rapports avec les Ixodidae sensu stricto ont été esquissés à propos de cette famille.

Amblyomma

Les descendants des Amblyomma primitifs sont certainement les espèces encore associées aux tortues terrestres et à d'autres reptiles, et classées dans le sous-genre Hoogstraalia; les tortues remontant au Jurassique, une ancienneté équivalente doit être supposée pour ces tiques. Un autre groupe d'espèces primitives (groupe d'A. geoemydae) est également associé aux reptiles; il n'a pas reçu de dénomination subgénérique; il peut être aussi ancien que les Amblyomma (Hoogstraalia) spp.

L'exophilie du genre a orienté ultérieurement son adaptation envers les vertébrés Xénarthres en Amérique néotropicale, les Pholidotes en Asie et Afrique, les marsupiaux en Australie; l'évolution morphologique corrélative a dû avoir lieu au Néocrétacé; elle a abouti à la différenciation du sous-genre Dermiomma, surtout représenté en Amérique tropicale.

La souche amblyommienne a différencié au début du Tertiaire les Amblyomma sensu stricto, vraisemblablement en Amérique tropicale centrale et au sud de l'Amérique septentrionale (l'Amérique australe est isolée depuis le Néocrétacé), dont certains éléments seulement passent dans l'Ancien-Monde et deviennent représentatifs du type morphologique des espèces d'Afrique et d'Asie; ce passage a dû se réaliser plutôt par le pont islandais, qui connaît à l'Eocène un climat chaud; il s'agissait très certainement de parasites de tortues, comme le sont encore plusieurs Amblyomma en Afrique et en Asie.

Les Amblyomma sensu stricto comprennent 18 espèces éthiopiennes, 4 orientales et 4 néotropicales; ces dernières représentent certainement les descendants de la souche originelle, et leur morphologie, tout en correspondant à la définition du sous-genre, présente encore des caractères communs avec les Dermionna et les Haemalastor, qui constituent donc un fond morphologique général des Amblyomma sensu lato d'Amérique; le fait est absolument normal dans l'aire de différenciation d'un genre ou d'un sous-genre. Au contraire, dans une aire d'invasion secondaire où seules quelques espèces auront pénétré, la morphologie des espèces dérivées sera plus uniforme du fait de la sélection de hasard et du nombre limité des formes d'émigration pour une nouvelle évolution.

Ces Amblyomma se sont ensuite adaptés aux ongulés disponibles, proboscidiens, rhinocerotides et Suidae à l'Oligocène; certaines espèces sont passées en Asie à cette époque, ou au Miocène, quand le continent africain s'est nettement rattaché au Proche-Orient; au même moment, l'arrivée en Afrique des ruminants d'origine asiatique a déterminé une poursuite de l'évolution du genre, qui a donné les groupes de A.variegatum et A.hebraeum.

Après les Amblyomma sensu stricto sont apparus en Amérique tropicale du nord les Anastosiella, autre sous-genre, dont l'évolution semble avoir été contemporaine de la différenciation des carnivores canidés sur ce continent, et dont les espèces actuelles présentent toujours une association préférentielle avec cet ordre de mammifères; les Anastosiella n'ont pas émigré, certainement du fait qu'il s'agit d'un groupe tropical, mais ils ont dû différencier un rameau qui a donné les Dermacentor, qui sont adaptés pour leur part aux conditions tempérées; c'est au moins ce que fait supposer la morphologie comparée des Anastosiella et Dermacentor; ou d'une autre façon, la parenté qui existe entre eux peut être située au niveau d'un ancêtre commun. Les Anastosiella ont pu apparaître dès l'Oligocène.

Dermacentor

Les Dermacentor ont dû s'associer aux ongulés qui évoluaient au nord de l'Amérique, et en particulier les équins, qui ont gagné l'Ancien-Monde par le pont de Behring à partir du Miocène, et ont peuplé l'Eurasie tempérée ou pré-tropicale (région paléarctique); ils ont différencié en Asie équatoriale les Indocentor, particulièrement inféodés aux porcins sauvages.

Amblyocentor; Cosmionna

La morphologie les place près des Dermacentor actuels, mais par plusieurs caractères ils apparaissent comme plus primitifs. Ils ne semblent donc pas pouvoir dériver directement des Dermacentor, mais d'une forme synthétique ancestrale; cette évolution dans cette éventualité aurait eu lieu peut-être en Asie, mais elle n'a pas laissé de trace dans la faune des tiques actuelles; il s'agit de deux genres strictement éthiopiens. L'origine

purement africaine à partir d'Amblyomma sensu stricto en place semble plus difficile à imaginer.

La plus grande ancienneté des Amblyocentor est corroborée par leur association avec l'éléphant et le rhinocéros; les Dermacentor sont inféodés, en ce qui concerne les adultes, aux porcins, équins et ruminants, ce qui est l'indice d'une évolution ultérieure. Dans ces conditions, Amblyocentor représenterait un témoin d'un état évolutif antérieur aux Dermacentor. Il faudrait alors pour situer ces données déplacer l'aire d'origine des Amblyocentor de l'Asie à l'Amérique du nord, où l'on sait que des rhinocéros sont présents à partir de l'Eocène; comme les éléphants et rhinocéros d'Afrique sont d'établissement pliocène, les Amblyocentor auront donc pu évoluer en Amérique, passer en Asie, où ils ont été repris par des ongules qui les ont apportés en Afrique.

Il n'est pas possible de faire des suppositions quant à l'origine de Cosmiomma hippotamense, que la morphologie rapproche des Amblyocentor; comme dans le cas de ces derniers, les mêmes raisons amènent à placer le berceau de l'espèce en Asie orientale, ou encore plus vraisemblablement en Amérique septentrionale; les hôtes qui auraient permis son évolution, qui a dû intervenir à l'Oligocène, ne peuvent être alors les hippopotames qui ne sont apparus qu'à la fin du Miocène, et n'ont jamais eu de représentants en Amérique; mais il a existé justement sur ce continent des Suiformes plus primitifs, qui occupaient semble-t-il la même niche écologique; ce sont les Archaeotherium (Suiformes paléodontes), connus de l'Oligocène et du Miocène en Amérique et en Eurasie; ils ont pu, à l'image des équidés, passer d'un continent à l'autre et y introduire Cosmiomma.

Aponomma

Les groupes d'espèces auxquels appartiennent Ap.latum et les Aponomma de varans sont cantonnés dans l'Ancien-Monde et en Australie; leur extension a donc dû avoir lieu au cours du Tertiaire, que cette supposition se fonde sur la distribution des tiques, ou par exemple celle des serpents en ce qui concerne Ap.latum. Si les Colubridae et les Elapidae sont pantropicaux, les Viperidae sont constitués en Viperinae d'Eurasie et d'Afrique, tandis que les Crotalinae sont américains; les pythons sont paléotropicaux et australiens, les boas sont néotropicaux. En fait, les pythons semblent à l'origine de la différenciation d'Ap.latum en Afrique, Ap.pattoni en Asie; Ap.transversale des pythons d'Afrique n'a pas d'équivalent oriental. Du fait de la communauté de leurs habitats et de la cryptophilie d'Ap.latum, l'espèce en vient à infester pratiquement tous les serpents d'une région.

Il faut donc faire remonter au plus tard au Paléocène la différenciation d'Ap.latum, à partir certainement d'Amblyomma sensu lato du groupe d'A.geoemydae; les caractères génériques des Aponomma et qui les distinguent des Amblyomma sont purement adaptatifs; le problème de leur diffusion dans les régions orientale et éthiopienne est résolu du fait qu'à

cette époque le Deccan est relié à l'Afrique.

Les Aponomma de varans posent une question différente; il s'agit d'une autre lignée de parasites différenciée indépendamment des tiques de serpents. Il existe de nos jours en Indonésie un Amblyomma helvolum Koch, 1844, qui ne diffère des Aponomma de varans que par le fait qu'il présente toujours des yeux; la situation est identique à celle d'Ap.latum et de son grou)e. Les varans existent depuis le Crétacé; ils sont demeurés dans l'Ancien-Monde (les iguanes les remplacent en Amérique néotropicale); leurs Aponomma ont pu se développer à cette époque ou au Paléocène. On ne peut pas savoir à quelle époque les varans sont arrivés en Afrique. La distribution de leurs Aponomma coïncide avec les limites à base climatique des sous-régions actuelles.

Les Aponomma d'Australie et d'Amérique ont dû apparaître indépendamment des espèces asiatiques et éthiopiennes, à partir d'Amblyomma sensu lato. Au total Aponomma se présente comme un genre composite, qui regroupe des espèces adaptées aux lacertiliens et ophiidiens et dérivées des Amblyomma.

Les espèces parasites des marsupiaux australiens et classées comme Aponomma évoquent autant les Haemaphysalis primitives du sous-genre Alloceraea ou Sharifiella. C'est là semble-t-il un exemple du processus de différenciation qui a joué lors de la naissance des Haemaphysalis en Asie équatoriale, à moins qu'il ne s'agisse des derniers représentants de cette souche haemaphysalidienne originelle préservés en Australie.

Haemaphysalis

Les hypothèses sur la phylogénie des Haemaphysalis ont été exprimées par HOOGSTRAAL (1965, 760).

Les espèces les plus primitives (comprenant une dizaine de taxons à l'heure actuelle) sont supposées avoir été associées aux reptiles peut-être dès le début de l'ère mésozoïque. Par la suite, les Haemaphysalis se sont adaptées aux oiseaux en développant certains caractères morphologiques; les adaptations à divers ordres de mammifères ont été corrélatives d'autres particularités.

Les forêts ombrophiles d'Asie équatoriale contiennent une cinquantaine d'espèces (à peu près la moitié des Haemaphysalis connues), dont une seule est primitive. Dans cette zone, un même hôte peut être infesté par plusieurs espèces; elle représente vraisemblablement l'origine de la souche haemaphysalidienne; les formes primitives s'y sont éteintes et leurs descendants n'ont survécu que dans les zones tempérées.

L'âge attribué à l'origine des Haemaphysalis par HOOGSTRAAL est peut-être très ancien, mais il n'est pas possible de situer la grande période d'évolution du genre après la fin du Crétacé, car l'Australie et surtout Madagascar ont reçu une série d'espèces directement reliées à cette phase

évolutive. Comme le passage par ponts continentaux n'est plus possible au Tertiaire Paléocène, il faut admettre que plusieurs groupes d'espèces ou des sous-genres sont déjà en place au Crétacé. A la périphérie de cette aire de différenciation, les espèces ont gagné l'Eurasie occidentale et l'Amérique du nord. L'Afrique, plus ou moins isolée au Tertiaire Paléogène, n'a reçu son contingent d'Haemaphysalis qu'après l'explosion évolutive de la plupart des lignées; seules quelques espèces marginales ont pénétré par l'Arabie alors de climat humide au début du Néogène; de faible potentialité évolutive, ces espèces se sont peu différenciées malgré une extension vraisemblablement large sur le continent. Ces hypothèses permettraient d'interpréter le petit nombre des Haemaphysalis éthiopiennes, et leurs affinités étroites avec certaines espèces orientales; bien plus, le groupe de Hm. leachi n'a pratiquement pas varié. Au contraire, les espèces parvenues à la fin du Crétacé à l'extrémité australe de la Lémurie, qui a constitué Madagascar, étaient encore pourvues de potentialité évolutive, ce qui a permis leur différenciation au Tertiaire, même si le fonds mammalien est demeuré pauvre; les affinités de cette faune haemaphysalidienne malgache sont toujours sensibles avec la faune orientale, mais la dérive morphologique est devenue importante, au point qu'entre autres s'est constitué le groupe endémique des espèces proches d'Hm. elongata, parasites des tenrecs. D'autre part, Madagascar a servi de refuge pour certains sous-genres primitifs comme Sharifiella (Hm. theileriae) et Dermaphysalis (Hm. nesomys).

Les hôtes mammaliens des Haemaphysalis primitives ont pu évidemment être les marsupiaux, mais dans ce cas l'orientation a dû être tardive, sinon l'association aurait permis une extension pantropicale du type de celle des Amblyomma. En fait les marsupiaux ont été infestés par un rameau amblyommien, après l'isolement de l'Australo-Papouasie, qui infestait également les reptiles de cette région; les espèces présentent une analogie marquée avec les Alloceraea eurasiatiques et Sharifiella malgache; elles sont classées dans le genre Aponomma, mais représentent certainement une lignée distincte, bien que proche, des Aponomma paléotropicaux de serpents et de varans.

Après les reptiles et les oiseaux, il semble que ce soient les insectivores qui aient constitué les premiers hôtes mammifères des Haemaphysalis déjà évoluées; les espèces malgaches sur tenrecs sont certainement un témoin de cette situation; l'isolement de Madagascar serait donc contemporain de cette première phase d'adaptation mammalienne des Haemaphysalis. Par la suite, le genre a différencié des groupes d'espèces concurremment à la différenciation des ordres des mammifères; d'abord sur les carnivores (Rhipistoma), puis sur les léporides, ongulés, rongeurs, parfois sur les primates (ainsi Hm. lemuris Hoogstraal, 1953, des lémuriens malgaches).

Alloceraea, Allophysalis, Sharifiella (une espèce malgache), Aboimialis, Herpetobia, certainement liées au parasitisme sur reptiles, doivent remonter au Crétacé. Les Rhipistoma, associés aux oiseaux, insectivores ou carnivores, datent aussi de cette époque, car ils sont présents à Madagascar, et n'auraient pas pu y parvenir à partir du Paléocène. Les

Haemaphysalis sensu stricto, les Kaiseriana sont certainement postérieures au début du Tertiaire, car elles sont restreintes à l'Eurasie et à l'Afrique. Elles ont évolué en Asie équatoriale sur rongeurs et ongulés pour la plupart, du Paléocène à l'Oligocène. L'Eurasie occidentale a été peuplée progressivement par quelques espèces qui ont pu s'adapter aux conditions tempérées (il en est de même pour la Sibérie paléarctique). L'Amérique n'a reçu que trois espèces par le détroit de Behring, certainement lors de l'émigration des Cervidae et des Leporidae par l'isthme de Behring, à partir du Miocène; l'Amérique australe ne les a reçues que lors de son rattachement au Pliocène avec le reste du continent.

En ce qui concerne l'Afrique, le petit nombre des Haemaphysalis de sa faune font penser qu'il s'agit d'un peuplement tardif, longtemps après la crise évolutive paléogène, qui ne s'est accompagné que d'une différenciation légère d'avec les lignées demeurées en Asie. Ceci à partir du Miocène, à la suite de l'importation sur rongeurs Hystricomorphes, Myomorphes, carnivores et ruminants. Bien que les Haemaphysalis soient en place dans le Deccan au Paléocène, puisqu'elles y étaient au Néocrétacé pour passer à Madagascar, il ne semble pas qu'elles soient arrivées en Afrique lorsque le Deccan y était rattaché, bien que ce soit la voie supposée de diffusion des Ixodes (Afrixodes) à la fois vers Madagascar et vers l'Afrique. Il y a là une difficulté non résolue.

Les Haemaphysalis ont pu pénétrer en Australie jusqu'à la fin du Crétacé, par des liaisons transitoires avec les fragments de la terre de Sunda.

La faible différenciation d'avec les espèces asiatiques dans la plupart des cas peut encore plus vraisemblablement provenir du fait qu'il n'y a pas eu de changement de catégorie d'hôte lors du passage d'un continent à l'autre; l'adaptation physiologique et biologique était déjà réalisée; aucune modification morphologique importante corrélative n'avait donc aucune chance de se produire; seule est intervenue une dérive génétique, du fait de l'isolement des populations. D'autre part la pauvreté de la faune éthiopienne des Haemaphysalis eu égard à la richesse de l'Asie de ce point de vue tient peut-être au fait qu'au Miocène, lors des grandes migrations de mammifères vers l'Afrique, la liaison avec le Deccan était réalisée par des savanes tropicales, qui convenaient parfaitement aux déplacements des mammifères, mais qui étaient moins favorables aux Haemaphysalis, dont quelques espèces seulement ont pu se maintenir dans ces conditions; on sait en effet que la plupart des Haemaphysalis asiatiques sont associées à la forêt équatoriale ombrophile.

L'origine de la souche des Haemaphysalis pourrait être supposée chez des Amblyomma, ce qu'évoque la morphologie du sous-genre Alloceraea, qui ressemble d'ailleurs beaucoup à un Aponomma. Alloceraea et Aponomma ont pu se différencier concurremment, celui-ci demeurant sur des reptiles, celle-là s'adaptant aux premiers mammifères. Les Aponomma australiens parasites de marsupiaux pourraient donner une idée de ces Haemaphysalis primitives, à moins qu'ils en constituent les derniers descendants.

Rhipicentor

Ce genre apparenté aux Dermacentor et Rhipicephalus doit tirer son origine d'un de leurs ancêtres communs. Il faut en revenir encore à Amblyomma (Anastosiella) pour imaginer cet ascendant; l'association des Rhipicentor avec les carnivores est une analogie remarquable avec les préférences d'hôte de plusieurs espèces d'Anastosiella. Les Rhipicentor ont du passer en Asie, puis en Afrique, sur les canidés. Evolution et migrations peuvent se situer au Miocène.

Rhipicephalus; Hyalomma

L'évolution de ces deux genres est liée, du fait du cycle évolutif endo-exophile ditrope de la plupart de leurs espèces, à l'existence des rongeurs Myomorphes, généralement associés aux repas des stades préimaginaux, et des ruminants, qui assurent le repas des adultes. Hôtes et parasites se sont différenciés en même temps, très vraisemblablement en Asie, dans la zone tropico-équatoriale pour les Rhipicephalus, sous les climats tropicaux arides du Proche-Orient dans le cas des Hyalomma. Tous ces phénomènes ont dû se passer au Miocène au plus tard.

Les Hyalomma ont plus ou moins étendu cette distribution primitive en débordant vers l'Asie subtropicale et vers les savanes africaines. Les Rhipicephalus sont venus en Afrique en même temps que les rongeurs Myomorphes et les ruminants qui constituent aujourd'hui la faune la plus caractéristique du continent; ils y ont connu une différenciation spécifique beaucoup plus poussée qu'en Asie (ce qui s'est produit également pour les Bovidae), depuis le Miocène jusqu'au Pléistocène.

Le sous-genre Rhipicephalus (Digineus) a dû se différencier dans les mêmes zones originelles que les Hyalomma, dont il a quelques caractères, soit en raison des mêmes aptitudes dans l'adaptation aux climats arides, car on se trouve au fond dans une même souche, soit par convergence évolutive dans un milieu commun. Il en est de même du genre Pterygodes, aujourd'hui typiquement saharien, qui participe par ses caractères des Rhipicephalus et des Hyalomma. Digineus et Pterygodes doivent représenter des rameaux rattachés au même tronc ancestral commun qui a donné les Rhipicephalus et les Hyalomma. Les analogies morphologiques entre ces deux genres sont en effet très grandes, plus grandes certainement qu'entre les autres genres.

Cet ancêtre commun a pu apparaître en Asie peut-être à partir d'un Dermacentor venu d'Amérique avec les hipparions, soit plutôt d'un Amblyomma de la souche qui a donné les Dermacentor, introduit en Asie par d'autres ongulés d'origine américaine. Il est curieux de voir l'apparition indépendante semble-t-il de plaques ventrales paires chez le mâle de Cosmiomma hippopotamense, qui représente pour sa part une espèce indubitablement apparentée aux Dermacentor. Le même caractère aura pu se manifester dans une autre lignée, celle des Rhipicephalus-Hyalomma, qui n'est quand même pas

éloignée de celle des Dermacentor. C'est chez les Amblyomma (Anastosiella) qu'il faudrait chercher une image de cet ancêtre hypothétique commun.

La question de l'ancienneté respective des Hyalomma et des Rhipicephalus peut être éclairée par le fait qu'il existe des Rhipicephalus à ornements émaillés. Les comparaisons morphologiques, du fait du caractère longiligne des Hyalomma, les rapprocheraient davantage des Amblyomma, les faisant donc supposer plus anciens que les Rhipicephalus. Or le fait que les Rhipicephalus émaillés sont associés à des ongulés anciens (éléphant, zèbres), tandis que les Rhipicephalus non émaillés et les Hyalomma le sont à des ordres plus récents (Suiformes, Ruminants) conduirait à conclure que ce sont ces Rhipicephalus à émail qui constituent la souche rhipicéphali-dienne la plus ancienne dérivée des Amblyomma émaillés, analogues en cela aux Dermacentor, et que les Hyalomma sont contemporains de l'évolution ultérieure des autres Rhipicephalus sur les artiodactyles.

Boophilus; Margaropus

La morphologie de ces deux genres se rapproche beaucoup de celle des Rhipicephalus, notamment aux stades préimaginaux. Il semble qu'ils en soient dérivés, présentant certaines caractéristiques de simplification morphologique vraisemblablement en corrélation avec le cycle parasitaire devenu monophasique. L'origine des Boophilus est certainement asiatique, comme le montre la distribution naturelle des espèces en Asie tropicale, en Eurasie mésogéenne et en Afrique; leur dissémination dans tout le monde tropical par transport de bétail a altéré cette image primitive. Leur différenciation, postérieure à celle des Rhipicephalus, peut être estimée au Pliocène.

Les Margaropus, connus seulement d'Afrique, ont pu se différencier d'avec les Rhipicephalus ou d'avec les Boophilus, sur place donc dans ce cas; ils pourraient être plus récents que les Boophilus.

Hypothèses sur la paléobiogéographie des Ixodoida

Jurassique (carte n°56)

La morphologie des continents de la ceinture tropicale se caractérise par la présence d'un pont brasilo-africain et d'un pont deccano-malgache (ou Lémurie). L'Indonésie est incluse dans la terre de Sunda, très rapprochée de l'Australie; par ailleurs le Deccan est séparé, mais proche, de l'Asie tropicale correspondant à la Chine et à la terre de Sunda.

Cette configuration continentale concorde avec la distribution des Amblyomma (Hoogstraalia) et des Amblyomma sensu lato du groupe de A. geoemydae sur tous les continents, telle qu'elle existe aujourd'hui, en association

avec les tortues terrestres et d'autres reptiles (en Afrique australe, A. (H.) sylvaticum; à Madagascar, A. chabaudi; dans les Seychelles, A. loculosum). La présence de tortues au Jurassique corrobore cette hypothèse sur l'âge des sous-genres précités.

De même l'existence de reptiles planeurs à cette époque, ou d'oiseaux primitifs, permet d'y situer le plus primitif des Ixodidae, Ceratixodes uriae, actuellement parasite d'oiseaux côtiers.

Il est également possible d'envisager la présence, en même temps que celle des ornithorhynques, celle d'un parasite associé, Coxixodes ornithorhynchi, de structure très archaïque.

Crétacé (carte n°57)

Le phénomène continental important est la rupture du pont brasilo-africain, en même temps que l'Amérique australe se sépare de l'Amérique centrale. Le pont de la Lémurie demeure. L'Afrique est isolée. La terre de Sunda se dissocie en îles et presqu'îles, ce qui isole davantage l'Australie de l'Asie équatoriale.

Les marsupiaux étant présents à cette époque, il y faut situer la série des Endopalpiger, Exopalpiger et Sternalixodes en Australie, et quelques espèces relictées d'Exopalpiger sur divers continents; leur origine commune peut se supposer en Asie orientale.

Il faut également placer à cette époque l'origine des I. (Ixodes) et I. (Afrioxodes), le premier en Asie orientale (Chine et Sunda), le second dans le Deccan, ce qui lui permet de parvenir à Madagascar; ils pourraient provenir hypothétiquement d'un Sternalixodes asiatique. Les I. (Ixodes) vont s'étendre en Asie orientale et s'adapter aux climats tempérés (ils pourront passer en Amérique du nord au Paléocène, en Eurasie occidentale à l'Eocène).

Sur les oiseaux côtiers, un autre genre évolue, dérivé apparemment de Ceratixodes, mais plus primitifs que le rameau des Endopalpiger et Ixodes : ce sont les Scaphixodes.

Aux marsupiaux doit être associée l'évolution des Amblyomma sensu lato autres que ceux de reptiles, notamment les A. (Dermiomma) encore présents en Australie; cette lignée s'adapte ensuite aux pro-insectivores qui vont donner les Pholidotes en Asie et les Xénarthres néotropicaux.

La distribution actuelle des Haemaphysalis ne permet pas de repousser leur première différenciation plus tard que le Crétacé, ce qui leur permet d'atteindre Madagascar et l'Australie.

Paléocène (carte n°58)

C'est de cette époque que date l'isolement de Madagascar, par disparition du pont de la Lémurie. Le Deccan se trouve en revanche réuni à l'Afrique par le pont de l'Arabie.

Plus au nord, l'Eurasie est en liaison avec l'Amérique par l'isthme de Behring à l'est, par le pont islandais à l'ouest. La limite nord des climats chauds passe par la Baltique.

Les Ixodes (Afrixodes) passent du Deccan en Afrique, peut-être sur insectivores primitifs. Les I. (Ixodes) pénètrent en Amérique du nord.

Les Aponomma de pythons se différencient en Asie tropico-équatoriale à partir d'Amblyomma, de même que les Aponomma de varans (ces derniers plutôt en Asie orientale indonésienne). Les pythons et leurs parasites passent très tôt en Afrique; les varans n'y parviendront vraisemblablement qu'au milieu du Tertiaire.

Eocène (carte n°59)

Le phénomène le plus important à cette époque est la permanence de climats chauds au niveau des deux liaisons entre l'Eurasie et l'Amérique du nord. L'Afrique est à nouveau isolée du Deccan.

C'est l'époque possible de la différenciation des Amblyomma sensu stricto en Amérique centrale et septentrionale. A ce moment seulement sont réunies les conditions qui leur permettent de passer à l'ouest de l'Ancien-Monde, en Europe alors prètropicale d'abord, avant de pénétrer en Afrique, vraisemblablement en association avec les tortues terrestres.

En Amérique du nord doivent également se différencier les Pholeoixodes, à partir de Scaphixodes, par adaptation avec les premiers carnivores; l'abondance et la variété morphologique des espèces néarctiques actuelles obligent à situer dans cette région l'aire d'origine du genre. De là il gagne l'Asie orientale tempérée ou l'Europe par les deux ponts transcontinentaux existant.

Ce doit être également l'époque de diffusion des I. (Ixodes) dans toute l'Eurasie.

Oligocène (carte n°60)

Les climats chauds s'avancent toujours vers le nord, mais l'isthme de Behring est devenu un détroit, et le pont islandais est disloqué; il n'y aura plus de relations directes entre l'Europe et l'Amérique.

Les Amblyomma sensu stricto évoluent en Afrique sur tortues, proboscidiens et rhinocéros.

En Amérique néotropicale du nord apparaît un autre sous-genre d'Amblyomma, A. (Anastosiella), en association vraisemblable avec les carnivores, comme c'est encore la préférence d'hôte la plus marquée chez plusieurs espèces actuelles. Il semble que c'est de ce sous-genre que pourra provenir la lignée dermacentorienne, les Amblyocentor évoluant sur les rhinocérotides américains sur place, en climat chaud, et les Dermacentor s'adaptant aux zones tempérées; les uns et les autres ont pu gagner l'Asie, les premiers peut-être sur rhinocérotides, les Dermacentor plus vraisemblablement sur les hipparions, dans le courant du Miocène.

Miocène (carte n°61)

Cette époque qui ouvre le Néogène est une période de renouvellement évolutif et de grands déplacements de faune. Les événements géographiques fondamentaux sont la reprise des communications entre l'Asie et l'Afrique, le rétablissement de l'isthme de Behring, la surrection de l'Himalaya, des Alpes, des Montagnes Rocheuses et des Andes.

En ce qui concerne la paléontologie des mammifères, on assiste à l'évolution des équidés en Amérique du nord, des rongeurs Myomorphes et des Ruminants en Asie, tandis que continuent d'évoluer les proboscidiens, les rhinocérotides, les porcins. C'est à ce moment que l'Afrique va recevoir les rhinocéros, les hippopotames, les Myomorphes, les ruminants.

En s'adaptant à de nouveaux hôtes, les Amblyomma africains réévo-
luent et donnent quelques espèces qui passent en Asie tropicale.

En Amérique du nord, sur la souche des Amblyomma (Anastosiella) se différencient les Amblyocentor sur rhinocérotides locaux, en climat chaud, et les Dermacentor qui s'adaptent aux climats tempérés. Les premiers vont émigrer en Asie, vraisemblablement sur leurs hôtes; les Dermacentor également, et certainement en même temps que les hipparions pénètrent en Eurasie. Les Dermacentor vont se diffuser jusqu'à l'Europe. Les Amblyocentor vont rencontrer en Asie éléphants et rhinocéros, qui les transporteront en Afrique.

En Asie tropicale se différencie d'autre part le rameau des Rhipicephalus et Hyalomma; ils vont arriver en Afrique avec les rongeurs Myomorphes et les ruminants.

Toute la nouvelle faune des mammifères introduit également sur ce continent les Haemaphysalis, qui ont terminé en Asie leur crise évolutive : elles se différencieront peu.

Les Ixodes (Afrixodes) qui étaient associés jusque là avec des insectivores et des primates s'adaptent à de nombreux hôtes nouveaux, entre autres les carnivores et les ongulés, ainsi que les rongeurs Myomorphes; il est possible que quelques Afrixodes parviennent à Madagascar avec les

Cricetidae africains transportés par le jeu du hasard sur les trains de végétation à la dérive dus aux crues des grands fleuves. C'est peut-être également de cette façon que sont introduits à Madagascar les carnivores et le potamochère.

Les Scaphixodes d'oiseaux côtiers réévoluent également et donnent une série longiligne adaptée au parasitisme sur les Passériformes.

Les genres néogènes Dermacentor, Rhipicephalus et Hyalomma sont les seuls parmi les Amblyomidae à présenter chez certaines espèces des modifications du type cyclique triphasique fondamental; cette évolution a eu certainement lieu ultérieurement, peut-être au Pliocène. Elle a abouti à la différenciation des Digineus, Boophilus, Margaropus et Anocentor.

Pliocène (carte n°62)

C'est l'époque de consolidation des acquisitions miocènes. Le rattachement de l'Afrique à l'Asie se stabilise, malgré la faille de la Mer Rouge, ainsi que celui du Deccan à l'Asie.

Le principal évènement en Afrique, c'est l'amorce des failles qui vont entraîner les effondrements des grands lacs de l'est du continent, en même temps que se produiront des phénomènes de volcanisme. Il en résultera à la fin du Pliocène une série de massifs isolés ou le grand massif d'Ethiopie, dont les altitudes élevées vont déterminer des conditions climatiques particulières auxquelles certaines tiques s'adapteront en même temps qu'elles se différencieront spécifiquement; il va s'agir surtout du genre récent Rhipicephalus.

Les genres en place continuent à se différencier, surtout les Hyalomma et Rhipicephalus, en même temps qu'ils détachent des sous-genres : Rhipicephalus (Digineus), mésogéen et éthiopien; Rh. (Hyperaspidion) proprement éthiopien; ou des genres : Pterygodes, typiquement saharien; Boophilus, oriental, mésogéen et éthiopien; Margaropus, proprement éthiopien. L'évolution morphologique de ces deux derniers genres est d'ailleurs corrélative d'une adaptation biologique au parasitisme sur les ongulés, le cycle monphasique. Parallèlement, en Amérique les Dermacentor aboutissent au même type cyclique avec les Anocentor.

Pléistocène

Dans le courant de cette époque se poursuit certainement l'évolution spécifique, mais le phénomène le plus important quant à la biogéographie réside dans les fluctuations climatiques qui vont déterminer des extensions ou des rétractions des aires occupées par les espèces en place, jusqu'à leur donner la distribution qu'on leur connaît aujourd'hui.

Tandis que l'Eurasie et l'Amérique subissaient les glaciations, la végétation forestière ombrophile, du fait de l'abaissement de la température, a dû s'étendre d'une façon considérable en Afrique orientale, assurant ainsi une diffusion des tiques hygrophiles sous son couvert. A la fin des glaciations, la température moyenne a remonté, le climat est redevenu plus sec et la forêt ombrophile orientale n'est plus demeurée qu'à l'état de fragments sur les massifs volcaniques élevés. La notion de ces événements est importante pour comprendre la composition de la faune des communautés de montagne orientales et ses rapports avec la faune de forêt équatoriale occidentale.

Conclusions sur la constitution de la faune des tiques d'Afrique

Les hypothèses relatives à l'interprétation de la constitution de la faune éthiopienne actuelle des Ixodidae et des Amblyomidae ont mené à considérer la distribution des genres représentés en Afrique à l'échelle de tout le monde intertropical.

Les arguments tirés de la paléogéographie, de la paléoclimatologie, de la paléontologie des hôtes et de la distribution actuelle des tiques, ont pu servir à tenter de préciser la chronologie de l'évolution des divers genres et de leurs migrations, en regard de la phylogénie des divers genres, telle qu'elle est supposée en fonction de la biologie et de la morphologie de chacun. Les concordances avec les époques géologiques sont indiquées dans le tableau n°10. Au cours de la succession des époques, on assiste à une réduction de l'extension des divers genres, sous-genres et groupes d'espèces, au fur et à mesure de leur apparition, quand ils sont liés à des vertébrés terrestres, en fonction de l'isolement progressif des continents. La série en est démonstrative chez les Amblyomidae; Amblyomma (Hoogstraalia) Amblyomma sensu lato, A. (Dermioma), Amblyomma sensu stricto, Haemaphysalis, s'étendent sur plusieurs continents; A. (Anastosiella) est confiné en Amérique, Dermacentor est holarctique, Rhipicephalus, Hyalomma et Boophilus sont paléotropicaux; Amblyocentor, Cosmiomma et Margaropus sont éthiopiens (vraisemblablement par disparition des espèces asiatiques correspondantes de ces genres d'ailleurs mono- ou dispécifiques).

Dans toutes les considérations sur le peuplement de l'Afrique par rapport aux autres continents, les niveaux systématiques utilisés ont été les taxons génériques, subgénériques ou supraspécifiques qui permettaient le mieux d'isoler une évolution ou une émigration. Bien que beaucoup de ces taxons ne soient pas encore totalement admis au niveau employé ici, leurs corrélations avec des époques diverses d'évolution, réelles ou supposées, doivent leur prêter une signification nouvelle, et renforcer les arguments favorables à leur indépendance. Ainsi certains groupes d'espèces devraient accéder au rang de sous-genre (ceci correspond au travail en cours d'HOOGSTRAAL sur les Haemaphysalis; ce qui serait aussi le cas des

Amblyomma sensu lato)); des sous-genres, au niveau du genre (chez les Ixodes sensu lato). On constate en effet le caractère très composite du point de vue de la morphologie des genres qui viennent d'être cités, et qui sont les plus anciens; cette diversité, conséquence de leur ancienneté et qui se traduit par une grande variété dans les préférences d'hôtes, doit logiquement se traduire par la division en plusieurs genres ou sous-genres d'acception plus restreinte. Les genres récents au contraire ont une morphologie fondamentale assez uniforme dans toutes leurs espèces en général; leurs préférences trophiques les portent fondamentalement vers les rongeurs Myomorphes (stades préimaginaux) et sur les ruminants (adultes); ce sont les différenciations dans les types cycliques qui sont nombreuses, en particulier chez Rhipicephalus. Il semble que la souche des Dermacentor sensu lato, qui est à la charnière du Paléogène et du Néogène, doit avoir ses sous-genres élevés au rang de genres (Amblyocentor, Indocentor). Le problème sera distinct pour les Aponomma, dont les divers groupes d'espèces semblent s'être différenciés indépendamment à partir de divers Amblyomma de reptiles; c'est leur archaïsme et les convergences évolutives de la morphologie qui les fait se ressembler.

L'interprétation de l'histoire passée des genres concerne le peuplement général de la région éthiopienne, mais ne rend pas compte de la distribution différentielle des espèces selon les sous-régions. Les fluctuations climatiques pliocènes-pléistocènes sont à l'origine de la composition des faunes des sous-régions et des secteurs, telles qu'elles sont actuellement observées, en fonction des différences d'altitude entre les sous-régions, les vieux reliefs africains remontant au Primaire, par le jeu des extensions et rétractions des zones phytoclimatiques dans chaque sous-région. Tous ces événements ont produit un brassage d'espèces, dans la faune et dans la flore, à la suite desquels se sont stabilisées les distributions actuelles. En particulier, le peuplement des massifs d'Afrique orientale n'est pas seulement explicable par leur seul relief, car il y aurait une grande diversité de l'un à l'autre dans les espèces qui y habitent, mais ce peuplement est lié à l'existence d'une forêt ombrophile orientale à certaines périodes, en continuité avec la forêt ombrophile basse équatoriale, dont les expansions entre les massifs et la fragmentation finale selon les zones d'altitude expliquent l'unité de la faune des tiques dans les communautés de montagne orientales.

D'autres conclusions peuvent être citées accessoirement, car si elles n'entrent pas exactement dans le sujet, elles découlent de l'interprétation de la faune éthiopienne.

La faune des tiques indigènes malgaches est ancienne, d'origine asiatique, et remonte au Néocrétacé au plus tard (Haemaphysalis, Ixodes (Afrioxodes), Amblyomma chabaudi); le reste est d'introduction récente (Boophilus microplus, Amblyomma variegatum, Rhipicephalus sanguineus).

La faune australienne est également archaïque, plus ancienne que la faune malgache : Amblyomma (Hoogstraalia), A. (Dermionna), Amblyomma sensu lato, Endopalpiger, Exopalpiger, Sternalixodes, quelques Haemaphysalis; ces genres semblent provenir d'Asie.

La faune américaine est entièrement originale, hormis trois Haemaphysalis et les Ixodes sensu stricto; elle est riche en Scaphixodes, Amblyomma sensu lato, A. (Hoogstraalia), A. (Dermiomma), A. (Anastosiella); elle contient des Ixodidae sensu lato certainement très anciens, qui n'ont pas d'équivalents dans d'autres faunes; c'est très certainement le centre de différenciation des Pholeoixodes et des Dermacentor, qui sont passés ultérieurement dans la région paléarctique; enfin l'Amérique néarctique est très vraisemblablement à l'origine de la souche qui a donné en Asie les Hyalomma et les Rhipicephalus.

Il y a de plus grandes analogies entre les espèces éthiopiennes et les espèces paléarctiques méditerranéennes et orientales. Le voisinage des continents, malgré des isolements à certaines époques, a déterminé un peuplement à base des mêmes genres. Si les Dermacentor sont strictement paléarctiques, Indocentor est oriental et Amblyocentor éthiopien; Ixodes (Ixodes), très riche en espèces en Eurasie et en Afrique méditerranéenne, n'est pas représenté semble-t-il au sud du Sahara; en revanche, il y est remplacé par Ixodes (Africixodes) qui a quelques représentants au Deccan et à Madagascar (ce sont les seuls Ixodes); les genres thermophiles Hyalomma, Rhipicephalus et Boophilus sont représentés en Eurasie pré-tropicale et tropicale, et en Afrique tropicale et équatoriale. Des Haemaphysalis, thermophiles ou mésophiles, sont présentes sur les trois continents, mais avec des distributions différentielles, dans les zones tempérées ou tropicales, selon les sous-genres. C'est à l'Asie que l'Afrique est redevable des genres précités. Seules les Amblyomma sensu stricto semblent être passés d'Afrique en Asie, après avoir d'ailleurs été reçus d'Amérique.

D'après une série de constatations sur le caractère primitif ou évolué de la morphologie d'un parasite et l'ancienneté des hôtes associés sur le plan de la sélectivité ou de la spécificité, il est remarquable que les vertébrés les plus anciennement attestés aient les parasites les plus primitifs. Les parasites liés à des hôtes plus récents ont évolué au cours de plusieurs adaptations successives à des ordres de vertébrés différents. Toute adaptation à un hôte nouveau met en jeu des modifications physiologiques, biologiques, résultant de la sélection par le milieu ou l'éthologie de l'hôte; il s'ensuit une évolution morphologique corrélative, à plus forte raison quand les modifications constituent une facilitation. Par la suite le type morphologique se maintient tant que se poursuit la même association d'hôtes. Un parasite n'a donc pas une structure ancienne, ou archaïque, indépendamment de l'ancienneté de l'association parasitaire avec des vertébrés définis. Il se produit comme une fixation des caractères; ils ne se modifieront que si l'espèce ou le genre parasite doit s'adapter à des hôtes nouveaux. Les divers sous-genres d'Amblyomma sensu lato en sont un exemple, selon leur association avec les reptiles (Hoogstraalia), les marsupiaux, les Xénarthres et les Pholidotes (Dermiomma), les carnivores (Anastosiella), les ongulés artiodactyles (Amblyomma sensu stricto), ainsi que le genre manifestement dérivé Aponomma. Il y a eu à chaque fois changement dans l'habitat et dans le comportement des hôtes. Différemment, quand les adaptations à des ordres successivement apparus n'ont pas entraîné de changement

de milieu, la réadaptation ne s'est pas accompagnée de reprise dans l'évolution morphologique ; ainsi chez Ixodes passant des insectivores aux rongeurs Myomorphes, mais aussi aux carnivores et ongulés en milieu forestier humide, tempéré ou équatorial, dont les conditions microclimatiques à la surface de la végétation basse diffèrent peu de celles au niveau du sol sous cette végétation. C'est ainsi que les forêts ombrophiles doivent certainement être considérées comme conservatrices de formes, comme des refuges (les conditions en ont peu changé depuis la fin du Secondaire), au contraire des formations ouvertes de savanes et de steppes.

C'est de cette façon qu'est interprété l'archaïsme des Amblyomma (Hoogstraalia) parasites de tortues, et celui des Ceratixodes et Coxixodes parasites d'oiseaux marins et d'ornithorhynques. La morphologie très primitive de ces genres ou sous-genres est en accord total avec l'ancienneté des hôtes et celle de l'association parasitaire, qui remonte vraisemblablement au Jurassique.

Inversement, c'est le groupe des Dermacentor, Hyalomma et Rhipicephalus, associé aux ruminants et aux rongeurs Myomorphes, qui représente les genres les plus évolués, au même titre que le sont leurs hôtes par rapport aux autres mammifères.

Lors de l'étude de la distribution d'un genre qui a évolué dans une région précise et qui s'est étendu ultérieurement à d'autres continents, la dissociation entre les époques de différenciation et d'extension a déterminé des compositions très différentes de la faune d'un même genre sur divers continents. Le phénomène est caractéristique chez les Haemaphysalis, en liaison avec leur différenciation dans la forêt d'Asie équatoriale et leur introduction partielle et tardive sur les continents voisins, du fait de barrières géographiques (l'Afrique ne se rattache nettement à l'Asie qu'au Miocène) ou écologiques (la présence d'une zone tropicale humide entre l'Asie et l'Afrique à cette même époque, son absence par la suite ; l'isthme de Behring n'a connu que des climats tempérés, jamais tropicaux). Les Haemaphysalis avaient subi dès le début du Tertiaire une crise évolutive contemporaine de l'apparition des ordres les plus anciens de mammifères (insectivores, primates, rongeurs et carnivores). Lorsqu'elles sont arrivées en Afrique, transportées par les rongeurs, carnivores et ongulés asiatiques qui pénétraient sur ce continent, leur faible différenciation spécifique, par rapport aux souches orientales, ne peut s'interpréter que par le fait qu'elles n'ont pas eu à s'adapter à des hôtes différents, puisqu'ils étaient ceux-là même qui introduisaient les tiques. La seule différenciation originale, à partir d'une lignée ayant donné ailleurs des parasites de mammifères de terriers, est celle des Haemaphysalis de damans, qui précisément ne sont pas représentés en Asie.

Il serait également possible d'interpréter ce phénomène par l'affaiblissement des aptitudes évolutives, du fait que la grande crise avait eu lieu en Asie antérieurement à l'émigration. Les diverses potentialités évolutives et adaptatives se seraient manifestées alors, à la suite de quoi le capital génétique de chaque lignée se serait fixé ou n'aurait

connu qu'un nombre limité de mutations. C'est ce qui a lieu dans les genres anciens chez qui la plupart des caractères morphologiques ont valeur spécifique et sont présents à tous les stades ; c'est justement le cas des Haemaphysalis (et des Ixodes). Chez les genres plus récents, les caractères spécifiques manquent la plupart du temps chez les stades préimaginaux, tandis que beaucoup de détails morphologiques des adultes sont sujets à variations, n'étant pas encore fixés génétiquement.

CONCLUSIONS GENERALES

GENERALITES SUR LA DISTRIBUTION DES TIQUES

Le travail ici présenté sur la biogéographie des espèces d'Ixodidae et d'Amblyommidae de la région éthiopienne continentale tente de mettre en relation la distribution des tiques, telle qu'elle est connue à ce jour et selon les conceptions systématiques actuelles, avec les zones phytogéographiques et climatiques. La quasi-totalité des données concernant l'Afrique centrale et occidentale est originale et correspond à des études de l'auteur sur le terrain et à l'examen d'un très grand nombre d'exemplaires de tiques. Pour interpréter les distributions selon les diverses espèces, des précisions doivent être introduites quant à leur type cyclique, leurs préférences d'hôtes, leur microhabitat, afin de rendre compte de leur localisation au sein d'une zone, ou au contraire de leur extension sur plusieurs.

Ceci a rendu nécessaire l'analyse, dans un chapitre de généralités, des divers facteurs caractérisant la biologie et l'écologie, afin d'en dégager les modalités et d'en préciser la terminologie, du fait de leurs conséquences sur la distribution des espèces.

Tous les renseignements concernant la localisation des 160 espèces en cause sont matérialisés sous forme de 51 cartes de distribution, chacune correspondant à plusieurs espèces, à l'échelle du degré carré, et de cartes annexes portant sur la végétation et les facteurs climatiques. Ce type de représentation cartographique se justifie en fonction de la mobilité des hôtes de la plupart des espèces qui sont associées aux ongulés et aux carnivores. L'ensemble de ces données vise principalement à fournir une documentation de base pour comparer les différences de distribution, pour interpréter la composition faunistique des diverses sous-régions, et les caractères de la faune éthiopienne par rapport aux autres faunes tropico-équatoriales.

PREFERENCES D'HOTES

Les préférences d'hôtes peuvent être étroites et se manifester sous forme de spécificité parasitaire envers une espèce ou quelques espèces voisines de vertébrés ; d'autres fois, ces préférences sont plus larges et se présentent comme une simple sélectivité orientée vers un ordre ou quelques ordres de mammifères, d'oiseaux ou de reptiles, voire comme une ubiquité parasitaire. Les conséquences en sont importantes sur la circulation

des tiques au travers de leur aire d'extension, en rapport avec les déplacements et la mobilité des hôtes, ce qui leur permet une extension maximale ou entraîne au contraire une localisation à certaines formations ; l'association parasitaire s'accompagne d'une adaptation écologique à l'habitat de l'hôte ou des hôtes habituels. Ces préférences peuvent varier ou non au cours du cycle, ce qui amène à distinguer les espèces monotropes (spécifiques ou sélectives du même ordre à tous les stades), ditropes (successivement sélectives d'ordres différents selon les stades préimaginaux ou les adultes) ou télotropes (seuls les adultes en fin de cycle font preuve de sélectivité, les préimagos étant théoriquement ou pratiquement ubiquistes).

Les précisions sur les espèces exactes des hôtes connus pour chaque tique n'ont été données que dans les cas d'association spécifiques dans le cas des tiques sélectives, la liste plus ou moins longue des hôtes doit être interprétée et synthétisée afin d'en dégager les tendances trophiques plus ou moins étendues de la tique envers les ordres ou les familles de vertébrés.

FACTEURS INTRINSEQUES DU CYCLE EVOLUTIF

Le nombre des phases parasitaires est de 3 chez les genres anciens (Ixodes, Amblyomma, Haemaphysalis) et chez la plupart des espèces des genres récents (Dermacentor, Hyalomma, Rhipicephalus) ; il s'agit d'un cycle parasitaire triphasique. La réduction du nombre de ces phases (non du nombre de repas) correspond à une évolution qui ne touche que quelques espèces des genres récents associées aux ongulés des formations ouvertes : le cycle diphasique, dans lequel les larves et les nymphes se succèdent sur le même individu hôte, et le cycle monophasique où les 3 stades se gorgent sur le même individu. L'interprétation de cette évolution ne peut se situer que par rapport au comportement des hôtes et à la climatologie des zones d'habitat, ce qui est en relation avec leur distribution.

HABITAT

Au cours de la recherche des facteurs en corrélation avec la distribution des tiques Ixodidae et Amblyommidae, la concordance de l'aire d'extension d'une espèce avec une ou plusieurs zones phytoclimatiques est constante. Au départ, l'étude empirique des relations entre la distribution d'une tique avec les éléments constitutifs du climat, la thermométrie, la pluviométrie, l'altitude, exprimés par les courbes isothermes et isohyètes, annuelles ou mensuelles, ou par l'expression du relief, permettent de cerner les exigences climatiques de la tique. Or la composition et le faciès de la végétation résultent de tous ces facteurs et les intègrent, déterminant de nombreux microhabitats aux conditions microclimatiques distinctes. Cette méthode permet la généralisation de données partielles précises,

ainsi que la présomption de la présence ou de l'absence d'une espèce. On constate en général une bonne concordance dans les corrélations avec les zones de végétation entre les localités publiées pour une espèce par les auteurs travaillant dans des pays différents.

Le parallélisme entre la distribution des tiques et celle des formations végétales s'observe sur l'ensemble de la région éthiopienne. Les faunes des Ixodoidea des différentes unités géographiques coïncident avec les subdivisions phytogéographiques, avec les sous-régions et les régions.

L'aire d'extension d'une espèce doit se comprendre comme l'ensemble des zones où l'habitat est possible à quelque niveau que ce soit. Cependant l'établissement effectif dans les biotopes favorables n'est réalisé que grâce à la mobilité des hôtes, qui assurent par leurs déplacements l'extension maximale de la tique ou sa localisation à une association végétale restreinte ; les zones d'habitat des tiques sont donc liées aux phases parasitaires.

MICROHABITAT

Le microhabitat se comprend comme la situation exacte de la tique dans son milieu naturel, ce qui correspond à la plus grande partie du temps de réalisation du cycle : le microhabitat est donc l'expression des exigences des phases libres, aux divers stades. Ces exigences se traduisent par divers tactismes qui porteront chaque stade vers un niveau déterminé de la biosphère et s'accompagneront de préférences trophiques corrélatives. Les orientations fondamentales sont, dans les formations ouvertes, l'endophilie qui porte en permanence un stade vers un biotope clos, abrité (depuis le terrier jusqu'aux constructions humaines) et l'exophilie qui pousse temporairement un stade à jeun à la surface du tapis végétal. Les orientations plus complexes amènent les espèces soit vers la surface du tapis végétal, mais seulement sous couvert arboré, ce qui s'accompagne d'une hygrométrie élevée (sylvo-exophilie), soit dans la masse de ce tapis, sans que le stade en cause manifeste véritablement une tendance endophile ou exophile (cryptophilie).

Tous ces microhabitats rendent compte des diverses possibilités d'existence des tiques au sein d'une zone phytogéographique, ce qui retentit sur leur distribution. Les relations entre l'habitat et le microhabitat justifient l'intérêt des corrélations entre l'extension d'une espèce et les zones phytogéographiques définies dans leur climat ou selon les associations floristiques ou les paysages particuliers qui les constituent.

TYPES CYCLIQUES ET DISTRIBUTION

Le nombre des phases parasitaires, les orientations écologiques et les préférences d'hôtes entrent en composition pour caractériser les cycles. Tous ces facteurs sont en étroite corrélation. La sélectivité d'hôtes est fonction du microhabitat. La spécificité est liée aux particularités de l'habitat ou du microhabitat d'un hôte ; elle est conséquence d'une hygrophilie (association aux végétations riveraines, de bas-fonds) ou d'une endophilie totale (quand l'exophilie n'est plus possible). La réduction du nombre des phases parasitaires intervient comme un facteur favorable dans la sélectivité à tous les stades envers les ongulés dans les formations sèches ou arides.

DISTRIBUTION SPECIALE

Dans ce chapitre sont réunis les données et les commentaires sur l'habitat et le microhabitat de chaque espèce, la distribution en étant figurée sur carte, avec celle d'espèces voisines dont les extensions sont complémentaires et mutuellement significatives. Les espèces sont étudiées par familles, classées dans chacune selon l'ordre alphabétique du genre et de l'espèce.

DISTRIBUTION DES TIQUES ET AIRES FAUNISTIQUES

La distribution des tiques en Afrique éthiopienne est synthétisée sous forme de tableaux portant sur l'ensemble des espèces, puis par 3 graphiques correspondant aux sous-régions de savanes et de steppes. Certaines associations d'espèces dans des zones caractéristiques peuvent être mises en évidence. Sur les 160 taxons spécifiques et subs spécifiques que comprennent les Ixodidae (45) et les Amblyomidae (115) en cause, l'originalité de cette faune est quasi complète, car quelques espèces seulement sont connues dans d'autres régions (paléarctique ou orientale). Ce sont trois Hyalomma des pourtours des déserts du Sahara et du Proche-Orient, Rhipicephalus sanguineus des mêmes zones, mais établi secondairement en compagnie du chien domestique dans toutes les agglomérations des zones tropicales et équatoriales ; Haemaphysalis leachi est commune aux carnivores d'Asie et d'Afrique tropico-équatoriales ; Boophilus annulatus a été importé en Afrique occidentale par du bétail d'origine méditerranéenne, et B. microplus à Madagascar et en Afrique oriento-australe sur des zébus provenant d'Asie. Les Ixodidae de chauves-souris (3 espèces) sont communs à plusieurs faunes, orientale, paléarctique et éthiopienne.

Il est possible de déterminer, d'après la distribution des tiques, des aires faunistiques comparables à celles résultant de l'étude d'autres groupes zoologiques. De ce point de vue la région éthiopienne peut être

divisée en quatre sous-régions, Madagascar demeurant à part, dont les oppositions reposent sur des particularités physiogéographiques et climatiques : les sous-régions occidentale, équatoriale forestière et montagne, orientale et australe.

DISTRIBUTION DES TIQUES SPECIFIQUES

La distribution des tiques spécifiques ne contredit pas la dépendance fondamentale de ces acarïens vis à vis du milieu. Les aires d'extension des espèces concordent toujours avec une ou plusieurs zones phytoclimatiques. L'association avec un nombre réduit de vertébrés assurant les repas dans des biotopes déterminés limite la mobilité de la tique et son extension à l'intérieur des zones correspondant à l'habitat général ; elle se trouve ainsi localisée en fonction de l'éthologie des hôtes et de leur écologie ; mais ce sont comme dans le cas des tiques non spécifiques les possibilités d'existence des phases libres qui conditionnent le maintien d'une espèce parasite.

La comparaison entre les distributions de plusieurs espèces de tiques associées au même hôte montre des différences dans les aires d'extension, qui correspondent parfois à l'extension du vertébré, ou au contraire à une partie seulement de cette aire (cas des tiques des damans, de l'éléphant, des buffles, des tortues, etc.).

CONSTITUTION DE LA FAUNE DES TIQUES D'AFRIQUE

A la suite de l'exposé des données concernant la distribution actuelle des espèces d'Ixodoidea en Afrique éthiopienne et son interprétation selon les zones phytogéographiques en fonction de l'écologie et des préférences d'hôtes, il a été tenté de comprendre les raisons de la présence de ces espèces à l'aide des comparaisons entre les distributions sur les divers continents des genres et sous-genres auxquels elles appartiennent, compte tenu des indications fournies par la paléogéographie et par l'histoire paléontologique des hôtes, au cours des apparitions et extensions successives des différents ordres de vertébrés terrestres. Ceci a permis de formuler plusieurs hypothèses, exposées selon les genres puis dans la succession des époques géologiques. Il semble que les lignées les plus anciennes ayant encore des représentants actuels remontent au Jurassique : Amblyomma sensu lato, A. (Hoogstraalia), Ceratixodes, Coxixodes, Scaphixodes (parasites de tortues, d'oiseaux marins et d'ornithorhynques) ; du Crétacé dateraient les genres ayant évolué sur marsupiaux, pholidotes, xénarthres et insectivores : Dermioma, Haemaphysalis, Ixodes. Au Tertiaire Paléogène ont évolué les genres associés aux carnivores, aux rongeurs primitifs, aux proboscidiens et aux périssodactyles : Pholexixodes, Amblyomma sensu stricto,

A. (Anastosiella). L'apparition au Miocène des ruminants et des rongeurs Myomorphes semble s'être accompagnée de la différenciation d'une série de genres d'Ixodoidea présentant des caractères morphologiques et biologiques communs, notamment chez certaines de leurs espèces les adaptations consistant en la réduction du nombre des phases parasitaires : ce sont les Dermacentor, Hyalomma et Rhipicephalus, puis les Anocentor, Boophilus et Margaropus. Les considérations nécessaires à la compréhension de la composition de la faune éthiopienne portant sur l'ensemble de la faune terrestre des tiques, des conclusions annexes peuvent en être tirées concernant d'autres continents, notamment l'Amérique australe, l'Australie et Madagascar.

Finalement si les études sur l'écologie des tiques permettent de préciser la physionomie de la distribution des populations de chaque espèce, les considérations sur les préférences d'hôtes, présentes ou passées, font concevoir les modalités de leur évolution et de leur existence sur un continent.

B I B L I O G R A P H I E

I . R E F E R E N C E S G E N E R A L E S

- AUBREVILLE (A.), DUVIGNEAUD (P.), HOYLE (A.C.), KEAY (R.W.J.), MENDONÇA (F.A.) & PICHI-SERMELLI (R.E.G.)(1959) - Vegetation map of Africa south of the tropic of Cancer. Explanatory notes by KEAY (R.W.J.), traduction d'AUBREVILLE (A.). Oxford (Univ. Press, U.N.E.S.C.O.), 1 carte, 24 pp.
- CHAPIN (J.P.)(1932) - The birds of Belgian Congo. I. Bull. amer. Mus. nat. Hist., 65.
- DEKEYSER (P.L.) & DERIVOT (J.H.)(1968) - Zoogéographie. Distribution des mammifères dans l'Ouest-Africain. Distribution des oiseaux dans l'Ouest-Africain. Atlas internat. Ouest-Africain, Dakar (I.F.A.N.), planche 18.
- EMBERGER (L.), GAUSSEN (H.), KASSAS (M.) & PHILIPPIS (A. de)(1963) - Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. Notice explicative. Carte au 1/5 000 000 (2 feuillets). Paris et Rome (U.N.E.S.C.O.-F.A.O.) : 60 pp.
- FORD (J.) (1963) - The distribution of the vectors of African pathogenic trypanosomes. Bull. Org. mond. Santé, 28 () : 653-669.
- GRASSE (P.P.)(1955) - Mammifères. Traité de zoologie. Paris (Masson), 17 (1) : 1-1172; (2) : 1173-2300.
- JACKSON (S.P.)(1961) - Atlas climatologique de l' Afrique. Projet conjoint C.C.T.A.-C.S.A, Lagos-Nairobi. Pretoria (Govt Printer): 55 planches.
- JOLEAUD (L.)(1939) - Atlas de paléogéographie. Paris (Lechevalier) : 40 pp., 99 planches.
- KURTEN (B.)(1968) - Le monde des dinosaures. Paris (Hachette): 256 pp.
- LAVOCAT (R.)(1967) - Histoire des mammifères. Paris (Le Seuil): 190 pp.
- LE MEE (G.)(1967) - Précis de biogéographie. Paris (Masson): 358 pp.

- RATTRAY (J.M.)(1960) - Grass cover of Africa. Tapis graminéens d'Afrique. Roma (F.A.O.), 49 : 170 pp., 1 carte (1/1 000 000).
- TERMIER (H.) & TERMIER (G.)(1952) - Histoire géologique de la biosphère. Paris (Masson): 721 pp.
- ESSIG (E.O.)(1947) - College entomology. New York (Macmillan Comp.), 2nd edit : 900 pp.
- JEANNEL (R.)(1947) - Introduction à l'entomologie. III. Paléontologie et peuplement de la terre. Paris (Boubée): 101 pp.

II. REFERENCES SUR LES TIQUES

- ABBASSIAN-LINTZEN (R.)(1960) - Preliminary list of ticks (Acarina, Ixodoidea) occurring in Iran and their distribution data. Acarologia, 2 (1): 43-61.
- ABBASSIAN-LINTZEN (R.)(1961) - Records of ticks (Acarina, Ixodidae) from south-east Iran (Iranian Baluchistan end the Jiroft area). Acarologia, 3 (3): 546-559.
- ADERS (W.M.)(1917) - Insects injurious to man and stock in Zanzibar. Bull. entom. Res., 7 (4): 391-401.
- ADLER (S.) & FELDMAN-MUHSAM (B.)(1946) - The differenciation of ticks of the genus Hyalomma in Palestine /in hebrew/. Refuah vet., 3 (3): 91-94.
- ADLER (S.) & FELDMAN-MUHSAM (B.)(1948) - A note on the genus Hyalomma Koch in Palestine. Parasitology, 39 (1-2): 95-101.
- AESCHLIMANN (A.)(1961) - Sur quelques tiques (Ixodoidea) du district de l'Ulanga (Tanganyika). Acta trop., 18 (4): 351-358.
- AESCHLIMANN (A.)(1963) - Observations sur la morphologie, la biologie et le développement d'Amblyomma compressum (Macalister, 1872), la tique des pangolins d'Afrique occidentale. Acta trop., 20 (2): 154-177.
- AESCHLIMANN (A.)(1967) - Biologie et écologie des tiques (Ixodoidea) de Côte-d'Ivoire. Acta trop., 24 (4): 282-405.
- AESCHLIMANN (A.) & MOREL (P.C.) (1965) - Boophilus geigy n.sp. (Acarina, Ixodoidea), une nouvelle tique du bétail de l'Ouest-Africain. Acta trop., 22 (2): 162-168.

- ANASTOS (G.) - The scutate ticks, or Ixodidae, of Indonesia. Entom. amer. (new ser.), 30 (1-4): 1-144.
- ANASTOS (G.)(1957) - The ticks, or Ixodides, of the U.S.S.R. Washington, U.S. Dept Health Educ. Welfare, 578 : 398 pp.
- ANASTOS (G.)(1967) - The importance of mapping tick distribution. Seminar on the ecology, biology and control of ticks and mites of public health importance. Geneva (December 10-15, 1967), O.M.S./ W.H.O. : 127-129.
- ARTHUR (D.R.)(1953) - Ixodes theileri n.sp. with observations on species confused therewith. Parasitology, 43 (3-4): 239-245.
- ARTHUR (D.R.)(1955) - Ixodes redikorzevi redikorzevi Olenov, 1927 (Ixodoidea, Ixodidae) in Egypt, with a consideration of its synonymy. J. egypt. publ. Health Assoc., 30 (2): 39-56.
- ARTHUR (D.R.)(1955)- Ixodes hoogstraali, a new species of tick from Yemen. Parasitology, 45 (1-2): 128-130.
- ARTHUR (D.R.)(1956) - The Ixodes ticks of Chiroptera (Ixodoidea, Ixodidae). J.Parasit., 42 (2): 180-196.
- ARTHUR (D.R.)(1956) - Six new species of Ixodes ticks from the Belgian Congo. Rev. Zool. Bot. afr., 54 (3-4): 295-315.
- ARTHUR (D.R.)(1957) - Une nouvelle espèce d'Ixodes de la Côte-d'Ivoire (Acarina, Ixodidae). Ann. Parasit. hum. comp., 32 (5-6): 547-550.
- ARTHUR (D.R.)(1957) - Two north African Ixodes ticks. I.kaiseri n.sp. from Egyptian desert fox cubs. A redescription of the female and a description of the male of I.festai Rondelli, 1926 (Ixodoidea, Ixodidae). J. Parasit., 43 (5): 578-585.
- ARTHUR (D.R.)(1957) - The Ixodes schillingsi group : ticks of Africa and Madagascar, parasitic on primates, with description of two new species. Parasitology, 47 (3-4): 544-559.
- ARTHUR (D.R.)(1958) - Ixodes (Ixodoidea, Ixodidae) ticks from Israel. Bull. Res. Council. Israel, 7 B : 206-208.
- ARTHUR (D.R.)(1958) - Ixodes festai Rondelli, 1926 (Ixodoidea, Ixodidae) . Redescription de la femelle, description du mâle et des stades imparfaits et notes sur leur biologie. Arch. Inst. Pasteur Maroc, 5 (8): 475-492.

- ARTHUR (D.R.)(1958) - New species of Ixodes ticks from eastern Africa, with a description of the male of Ixodes oldi Nuttall, 1913. Parasitology, 48 (1-2): 38-69.
- ARTHUR (D.R.)(1959) - Ixodes tatei n.sp. from Iraq (Acarina, Ixodidae). Parasitology, 49 (1-2): 108-110.
- ARTHUR (D.R.)(1959) - The Ixodes nairobiensis complex of species, with descriptions of four new species (Ixodoidea, Ixodidae). Rev. Zool. Bot. afr., 59 (1-2): 137-157.
- ARTHUR (D.R.)(1960) - Ticks. V. On the genera Dermacentor, Anocentor, Cosmionna, Boophilus and Margaropus. Cambridge (Univ. Press): 252 pp.
- ARTHUR (D.R.)(1961) - The male and nymph of Ixodes kaiseri Arthur, 1957. Bull. Res. Council. Israel, 9 B (1): 35-40.
- ARTHUR (D.R.)(1961) - Further observations on ticks of the genus Ixodes from the Belgian Congo (Ixodoidea, Ixodidae). Rev. Zool. Bot. afr., 64 (1-2): 97-119.
- ARTHUR (D.R.)(1962) - Ixodes heinrichi sp. n. from Angola. Parasitology, 52 (1-2): 207-209.
- ARTHUR (D.R.)(1963) - British ticks. London (Butterworths): 213 pp.
- ARTHUR (D.R.)(1963) - Some ticks from Mwingi-Garissa region of Kenya. Ann. Mag. nat. Hist., 5 (57): 541-543.
- ARTHUR (D.R.)(1965) - Ticks of the genus Ixodes in Africa. London (Athlona Press): 348 pp.
- ARTHUR (D.R.) & BURROW (C.)(1957) - The Ixodes rarus group of African ticks with descriptions of four new species (Ixodoidea, Ixodidae). Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College, 116 (9): 493-537.
- ARTHUR (D.R.) & CLIFFORD (C.M.)(1961) - Ixodes bakeri, a new species of tick from Nyasaland. Proc. entom. Soc. Washington, 63 (4): 272-275.
- BABOS (S.)(1964) - Die Zeckenfauna Mitteleuropas. Budapest (Akadémiai Kiado): 390 pp.
- BAILEY (K.P.)(1960) - Notes on the rearing of Rhipicephalus appendiculatus. Bull. epiz. Dis. Africa, 8 (1) : 33-43.
- BANKS (N.)(1908) - A revision of the Ixodoidea, or ticks, in the United States. U.S. Dept Agric. Bureau Entom., techn. Series, Washington 15 : 60 pp.

- BARNETT (S.F.) & WALKER (J.B.) (1961) - Distribution of some cattle ticks and East Coast fever. Nairobi, Survey of Kenya, 1 map 1/3 000 000 (2nd edition).
- BEDFORD (G.A.H.) (1929) - Notes on some African ticks, with description of three new species. Rep. vet. Res. South Africa, 15 (1): 493-499.
- BEDFORD (G.A.H.) (1931) - Nuttalliella namaqua, a new genus and species of tick. Parasitology, 23 (2): 230-232.
- BEDFORD (G.A.H.) (1932) - Synoptic check-list and host-list of the ectoparasites found on South African Mammalia, Aves and Reptilia. Rep. Dir. vet. Serv. anim. Indust., Pretoria, 18 (1): 223-552.
- BEDFORD (G.A.H.) & HEWITT (J.) (1925) - Description of two species of ticks with notes on rare and hitherto unrecorded species from South Africa. South Afr. J. nat. Hist., 5 (1): 259-266.
- BEQUAERT (J.C.) (1930) - Medical and economic entomology. The African Republic of Liberia and the Belgian Congo (Harvard African expedition 1926-1927). Harvard (Contr. Dept trop. Med., Inst. trop. Biol. Med.), 5 (2): 797-1001.
- BEQUAERT (J.C.) (1931) - Synopsis des tiques du Congo-Belge. Rev. Zool. Bot. afr., 20 (2): 209-251.
- BISHOPP (F.C.) & TREMBLEY (H.L.) (1945) - Distribution and hosts of certain North American ticks. J. Parasit., 31 (1): 1-54.
- BLANC (C.) & BRUNEAU (J.) (1949) - Un réservoir de virus de la Q fever en Algérie, la tique bovine Hyalomma mauritanicum. Bull. Acad. nat. Méd., 133 (5-6): 115-117.
- BLANC (G.) & BRUNEAU (J.) (1953) - Entretien dans la nature de Coxiella burnetii par l'association du lapin de garenne Oryctolagus cuniculus (L.) et de la tique Hyalomma excavatum C.L. Koch. C. R. Acad. Sci. Paris, 237 (11): 582-584.
- BLANC (G.) & BRUNEAU (J.) (1954) - Etude d'une association biologique : lapin de garenne - arthropodes piqueurs dans la forêt de Néfifik près de Casablanca. Présence de virus pathogènes pour l'homme; les raisons de leur innocuité. Bull. Acad. nat. Méd., sér. 3 B, 138 (27-28): 453-456.
- BLANC (G.) & BRUNEAU (J.) (1956) - Etude épidémiologique dans la forêt de Néfifik. I. Arch. Inst. Pasteur Maroc, 5 (5): 87-200.
- BLANC (G.) & BRUNEAU (J.) (1958) - Apparition saisonnière des Ixodes sur lapins, petits mammifères et lézards de la forêt de Néfifik. Arch. Inst. Pasteur Maroc, 5 (8): 493-498.

- BLANC (G.), MARTIN (L.A.) & MAURICE (A.)(1946) - Sur une rickettsia isolée de tiques dans le sud marocain. Son identité probable avec R.burneti agent de la Q fever. Note. C. R. Acad. Sci. Paris, 223 (11): 438-439.
- BUCK (G.)(1935) - Les tiques à Madagascar. Rev. agric. Maurice, 84 : 196-209.
- BUCK (G.)(1948) - Tiques des animaux domestiques de Madagascar. Bull. agric. Madagascar, 1 (4): 3-11.
- BUCK (G.), DOREL (R.) & Ramambazafy (R.)(1947) - Identifications de parasites externes. Arch. Inst. Pasteur Tananarive, 1946 : 41-42.
- CARMICHAEL (J.)(1934) - Ticks of Uganda. Ann. Rep. vet. Dept Uganda, 1933 : 30-45.
- CHARMOY (D. d'EMMEREZ de)(1915) - Report of the division of entomology. Ann. Rep. Dept Agric. Mauritius, 1914 : 412.
- CLIFFORD (C.M.) & ANASTOS (G.)(1962) - Ticks. Exploration du parc national de l'Upemba. Mission G.F. de Witte (1946-1949). Bruxelles (Inst. Parcs nat. Congo Rwanda), 66 : 1-62.
- CLIFFORD (C.M.) & ANASTOS (G.)(1964) - Ticks. Exploration du parc national de la Garamba. Mission H. de Saeger. Bruxelles (Inst. Parcs nat. Congo Rwanda), 44 (1): 1-40.
- CLIFFORD (C.M.) & HOOGSTRAAL (H.)(1965) - The occurrence of Ixodes arboricola Schulze & Schlottke (Ixodoidea, Ixodidae) in Africa on northward migrating birds. J. med. Entom., 2 (1): 37-40.
- CLIFFORD (C.M.), KOHLS (G.M.) & HOOGSTRAAL (H.)(1968) - Ixodes walkerae n.sp. from a bird in Kenya. J. med. Entom., 5 (4): 513-514.
- COLAS-BELCOUR (J.)(1932) - Contribution à l'étude de Rhipicephalus (Pterygodes) fulvus Neumann, et de sa biologie. Arch. Inst. Pasteur Tunis, 20 (4): 430-443.
- COLAS-BELCOUR (J.) & GRENIER (P.)(1942) - Sur un Ixodiné peu connu, Ixodes lunatus Neumann, 1907, ectoparasite des rats malgaches. Bull. Soc. Path. exot., 35 (1-2): 54-65.
- COLAS-BELCOUR (J.) & JACQUEMIN (P.)(1953) - Détermination des Ixodidae recueillis par la mission scientifique au Tassili des Ajjer (1949). Alger (Inst. Rech. sahariennes Univ. Alger): 3-4.
- COLAS-BELCOUR (J.) & MILLOT (J.)(1948) - Contribution à l'étude des Ixodidés de Madagascar. Sur une variété nouvelle d'Haemaphysalis hoodi. Parasitisme humain par un Boophilus. Bull. Soc. Path. exot., 41 (5-6): 384-388.

- COLAS-BELCOUR (J.) & RAGEAU (J.)(1951) - Tiques de Tunisie (Ixodidés). Arch. Inst. Pasteur Maroc, 4 (4): 360-367.
- COOLEY (R.A.)(1934) - A search for tick parasites in South Africa. Onderst. J. vet. Sci., 3 (1): 23-42.
- COOPER (W.) & ROBINSON (L.E.)(1908) - On six new species of Ixodidae, including a second species of the new genus Rhipicentor N. & W. Proc. Cambridge phil. Soc., 14 (5): 457-470.
- CORNELL (R.L.)(1936) - East Coast fever (collections and identifications of ticks). Ann. Rep. Dept vet. Serv. anim. Husb. Tanganyika, 1935 : 19-20.
- CUNLIFFE (N.)(1913) - The variability of Rhipicephalus pulchellus (Gerstaecker, 1873) together with its geographical distribution. Parasitology, 6 (2): 204-216.
- CUNLIFFE (N.)(1914) - Rhipicephalus sanguineus : variation in size and structure due to nutrition. Parasitology, 6 (4): 372-378.
- DAWE (E.C.S.)(1956) - Tick borne diseases. Ann. Rep. vet. Dept Tanganyika, 1955, (1): 9-10.
- DELPY (L.P.)(1937) - Hyalomma schulzei Olenov, 1931. Ann. Parasit. hum. comp., 15 (5): 419-430.
- DELPY (L.P.)(1937) - Description de Hyalomma dromedarii Koch, 1844. Morphologie de la larve et de la nymphe. Ann. Parasit. hum. comp., 15 (6): 481-486.
- DELPY (L.P.)(1938) - Les espèces iraniennes du genre Haemaphysalis Koch, 1844. Identité d'Haemaphysalis cholodkovskyi Olenov, 1928 et de H.cinnabarina cretica Senevet & Caminopetros, 1936. Ann. Parasit. hum. comp., 16 (1): 1-10.
- DELPY (L.P.)(1946) - Révision par des voies expérimentales du genre Hyalomma C.L. Koch, 1844 (Acarina, Ixodoidea). Note préliminaire. Ann. Parasit. hum. comp., 21 (5-6): 267-293.
- DELPY (L.P.)(1949) - Révision par des voies expérimentales du genre Hyalomma Koch, 1844 (2 ème partie). Ann. Parasit. hum. comp., 24 (1-2): 97-109.
- DELPY (L.P.)(1949) - Essai critique de synonymie du genre Hyalomma Koch, 1844, depuis Linné, 1758. Ann.Parasit. hum. comp., 24 (5-6): 464-494.
- DESAI (D.K.)(1952) - Ticks. Rep. Dept Agric. Seychelles, vet. Division, 1951 : 8-14.

- DIAS (Sousa V.)(1950) - Nota prévia sobre os parasitas dos domesticos de Angola. Pecuária, 1947-1948, 2 (1): 17-45.
- DIAS (Sousa V.)(1950) - Subsídios para o estudo dos Ixodídeos de Angola. Pecuária, 1948, 2 (2): 127-280.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1947) - Notula acerca de dois Ixodídeos do género Aponomma existentes em Moçambique. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1 : 95-112.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1947) - Mais dois Ixodídeos do género Amblyomma para a fauna de Moçambique : A.theileri n.sp. e A.tholloni Neum. Soc. Est. Col. Moçambique, 3 (1): 1-15.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1948) - Quelques cas curieux d'anomalies observées chez les genres Rhipicephalus et Aponomma. Ann. Parasit. hum. comp., 23 (1-2): 27-30.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1948) - Contribuição para o conhecimento da fauna ixodológica de Moçambique. Rhipicephalus maculatus Neumann, 1901. Doc. Moçambique, 53 : 81-110.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1948) - Estudo sobre a biologia do Amblyomma tholloni Neumann, 1899. Doc. Moçambique, 54 : 127-139.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1949) - Mais um Ixodídeo do género Amblyomma para a fauna de Moçambique, Aponomma transversale (Lucas, 1844), a carraça do piton. An. Inst. Med. trop., 6 : 127-138.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1949) - Não é o Rhipicephalus ayrei Lewis, 1933 uma espécie distinta do Rh.capensis capensis Koch, 1844 ? An. Serv. Vet. Moçambique, 1948, 2 : 169-182.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1950) - A propósito de alguns lotes de carraças provenientes de Colonia de Angola. An. Inst. Med. trop., 7 : 155-195.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1950) - Mais dois ixodídeos do género Rhipicephalus Koch, 1844, para a fauna de Moçambique, Rh.tricuspis Doenitz, 1906 e Rh.lunulatus Neumann, 1907. An. Inst. Med. trop., 7 : 199-216.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1950) - Uma nova espécie do género Rhipicephalus Koch para a fauna de Moçambique, Rh.tendeiroi n.sp. An. Inst. Med. trop., 7 : 217-222.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1950) - Mais um ixodídeo do género Amblyomma Koch para a fauna de Moçambique, A.nuttalli Doenitz, 1909. Doc. Moçambique, 59 : 51-75.

- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1950) - Contribuição para o conhecimento da fauna ixodológica de Moçambique. Carrças provenientes de animais selvagens abatidos pelas brigadas de caça do Govuro (Inhambane). Doc. Moçambique, 61 : 113-170.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1950) - Rhipicephalus piresi n.sp. parasita do Paraxerus cepapi auriventris Roberts, 1926, em Moçambique. Doc. Moçambique, 62 : 133-141.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1950) - Mais uma nova espécie de carraça para a fauna de Moçambique, Rhipicephalus serranoi n.sp. Doc. Moçambique, 63 : 143-151.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1951) - Mais um ixodídeo do género Rhipicephalus Koch, 1844, para a fauna de Moçambique, Rh.punctatus Warburton, 1912. An. Inst. Med. trop., 8 (3): 373-390.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1951) - Notula sobre o Amblyomma astrion Doenitz, 1909. An. Inst. Med. trop., 8 (3): 391-395.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1951) - Descrição de uma nova especie de carraça de Moçambique, Amblyomma faiai n.sp. (Ixodoidea). Doc. Moçambique, 66 : 87-98.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1951) - Sobre a existencia em Moçambique do Ixodes pilosus Koch, 1844 (Acarina, Ixodoidea). Rev. Med. vet., 46 (38): 230-242.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1952) - Acerca da existencia em Moçambique de uma nova subespécie do género Dermacentor Koch, 1844, D. (Puncticentor) circumguttatus cunhasilvai. An. Inst. Med. trop., 1951, 8 (4) : 531-547.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1952) - Estudo sobre o Rhipicephalus simpsoni Nuttall, 1910, um novo ixodídeo para a fauna de Moçambique. An. Inst. Med. trop., 1951, 8 (4): 549-561.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1952) - Subsídios para o estudos de fauna ixodológica da provincia do Niassa. An. Inst. Med. trop., 1951, 8 (4): 563-614.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1952) - Nova contribuição para o estudo da teratologia dos ixodídeos. An. Serv. Vet. Ind. anim., 5 : 87-112.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1952) - Estudo sobre alguns Rhipicephalus do grupo simus. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 74 : 3-13.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1952) - Uma nova especie de carraça (Acarina, Ixodoidea) para a fauna de Moçambique. Doc. Moçambique, 69 : 76-76.

- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1952) - Resultados de um reconhecimento zoológico no Alto Limpopo. I. Fauna ixodológica e lista dos animais hospedeiros. Doc. Moçambique, 70 : 75-89.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1952) - Notas sobre alguns ixodídeos de Moçambique novos o insuficientemente conhecidos. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (210-212): 1-16.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1953) - Subsídios para o estudo da ixodofauna da ilha de Madeira. An. Inst. Med. trop., 10 (2): 261-280.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1953) - Acerca de alguns lotes de carraças provenientes da circunscrição do Alto Limpopo. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1951, 3 : 207-225.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1953) - List of Mozambique ticks and their known hosts. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1951, 3 : 227-252.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1953) - Sobre a posição sistematica de algumas especies do género Amblyomma Koch (Acarina, Ixodoidea). Doc. Moçambique, 73 : 119-139.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1953) - Sobre uma nova subespécie de Rhipicephalus do grupo capensis Zumpt, Rh.capensis pseudolongus n.ssp. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (214) : 1-15.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1953) - Sobre uma pequena colecção de carraças provenientes do Mossurize (Manica e Sofala, Moçambique). Rev. Fac. Sci. Lisboa, 1952, 2 C (2): 293-304.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1954) - Lista das carraças de Moçambique e respectivos hospedeiros. II. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1952, 4 : 121-166.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1954) - Sobre uma pequena colecção de carraças (Ixodoidea) colhidas pelo Dr F.Zumpt em Moçambique. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 1953, 24 (83): 107-112.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1954) - Um novo ixodídeo do género Haemaphysalis C.L. Koch, para a fauna de Moçambique, H.parmata Neumann, 1905. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 1953, 24 (86) : 3-14.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1954) - Acerca de uma espécie muito pouco conhecida do grupo marmoreum (Acarina, Ixodoidea), Amblyomma poematum Schulze, 1932. Doc. Moçambique, 77 : 121-134.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1954) - Sobre uma nova espécie de carraça do género Haemaphysalis Koch, 1844, para a fauna de Moçambique. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, 1953, (219): 1-7.

- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1954) - Contribuição para o conhecimento da fauna ixodológica do protectorado de Ruanda-Urundi (Africa central). Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (224): 1-18.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1954) - Mais uma nove espécie de carraça do género Haemaphysalis Koch, 1844 para a fauna de Moçambique. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (225): 1-8.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1954) - Acerca de alguns lotes de carraças em colecção no Museu Dr Alvaro de Castro. Mem. Mus. Alv. Castro, 1953, 2 : 27-41.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1955) - Contribuição para o conhecimento da fauna ixodológica do Sudoeste africano. An. Inst. Mzd. trop., 12 (1-2): 75-100.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1955) - Estudo de alguns ixodídeos do grupo do Amblyomma marmoreum em colecção no museu de Hamburgo. An. Inst. Med. trop., 12 (3): 477-503.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1955) - Sobre uma pequena colecção de carraças provenientes de Tete (Moçambique). Doc. Moçambique, 81 :117-132.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1955) - A propósito de uma colecção de carraças do Sudão anglo-egípcio. Algumas considerações sobre o Rhipicephalus longus Neumann, 1907. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 92 : 103-118.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1955) - Nota acerca de dois ixodídeos africanos do género Aponomma Neumann, 1899, muito pouco conhecidos. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (228): 1-18.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1955) - Subsídios para o estudo da fauna ixodológica da Bechuanalândia. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (231): 1-10.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1955) - Uma nova espécie do género Aponomma Neumann, 1899 (Acarina, Ixodidae) da região etiopica, Aponomma rondelliae n.sp. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (235): 1-10.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1956) - Note sur quelques Ixodidés d'Angola en collection dans le laboratoire de parasitologie de la Faculté de médecine de Paris. Bull. Soc. Path. exot., 49 (1): 65-68.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1956) - Sur quelques tiques d'Angola en collection dans le Musée d'histoire naturelle de Londres. Bull. Soc. Path. exot., 49 (1): 68-71.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1956) - Sobre a verdadeira posição de duas espécies ixodológicas da Africa etiópica. Doc. Moçambique, 87 : 1-38.

- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1956) -- Identificação de uma segunda forma pequena de carraça africana do grupo leachi, Haemaphysalis ethiopica n.sp. Doc. Moçambique, 88 : 87-108.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1956) - Sobre duas entidades do género Haemaphysalis Koch, 1844. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (242) : 1-9.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1957) - Notas sobre a ixodofauna angolana. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 26 (103): 157-169.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1957) - Acerca de duas entidades africanas do género Amblyomma C.L. Koch, 1844. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (248): 1-17.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1958) - Notes on various ticks (Acarina, Ixodoidea) in collection at some entomological institutes in Paris and London. An. Inst. Med. trop., 15 (2): 459-563.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1958) - Nota sobre duas carraças do género Aponomma Neumann, 1899, da Somalia Italiana. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 27 (110): 111-118.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1958) - Notas sobre a ixodofauna da ilha de São Tomé. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 27 (110): 159-165.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1958) - Contribuição ao estudo da ilha de Inhaca. Nota sobre alguns artrópodos vulnerantes da importancia veterinária. I. Família Ixodidae Murray, 1877. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 27 (112): 77-83.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1958) - Acerca de alguns ixodídeos do museu de Hamburgo. Mem. Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, (252): 1-32.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1960) - Lista das carraças de Moçambique e respectivos hospedeiros. III. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1953-1954, 6 : 213-287.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1960) - Sobre uma pequena colecção de carraças da Africa occidental remetida pelo Dr E. Abonnenc. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1953-1954, 6 : 375-383.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1960) - Sobre alguns ixodídeos (Acarina, Ixodoidea) de Angola no museu de Hamburgo. Bol. Soc. Estud. Moçambique, 29 (122): 151-156.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1961) - Mais alguns ixodídeos do museu de Hamburgo. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1959, 7 : 229-235.

- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1962) - Tipos entomológicos em colecção no laboratório central de patologia veterinária de Lourenço Marques. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1960, 8 : 1-5.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1963) - Nova contribuição para o conhecimento da ixodofauna angolana. Carraças colhidas por uma missão de estudo do museu de Hamburgo. An. Serv. Vet. Ind. anim., 1961, 9 : 79-98.
- DIAS (Travassos Santos J.A.)(1963) - Sobre uma pequena colecção ixodológica proveniente do Congo (ex-belga). An. Serv. Vet. Ind. anim., 1961, 9 : 99-103.
- DICK (G.W.A.) & LEWIS (E.A.)(1947) - A rickettsial disease in East Africa transmitted by ticks (Rhipicephalus simus and Haemaphysalis leachi). Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg., 41 (3): 295-326.
- DINNIK (J.A.), WALKER (J.B.), BARNETT (S.F.) & BROCKLESBY (D.W.)(1963) - Some parasites obtained from game animals in Western Uganda. Bull. epiz. Dis. Africa, 11 (1): 37-44.
- DOENITZ (W.)(1906) - Ueber afrikanischen Zecken. Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 5 (2): 143-148.
- DOENITZ (W.)(1907) - Die wirtschaftlich wichtigen Zecken mit besonderer Beruecksichtigung Afrikas. Leipzig, 127 pp.
- DOENITZ (W.)(1909) - Ueber das Zeckengenus Amblyomma. Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 8 (4): 440-482.
- DOENITZ (W.)(1910) - Die Zecken Suedafrikas. Denkschriften Med. Naturwiss. Ges. Iena, 16 (4): 397-494.
- DOENITZ (W.)(1901) - Zwei neue afrikanischen Rhipicephalus Arten. Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 9 (4): 275-280.
- DRENSKI (P.)(1955) - Sistav i rasprostranenie na khrležite (Ixodoidea) v Bhlgaria /Liste et distribution des tiques de Bulgarie/. Bul. Inst. Zool. St. Bulg., 4-5 : 109-160.
- DUTOIT (R.)(1941) - Description of a tick, Rhipicephalus glabroscutatum sp. nov., (Ixodidae), from Karroo areas of the Union of South Africa. Onderst. J. vet. Sci. anim. Ind., 16 (1-2): 115-118.
- ELBL (A.) & ANASTOS (G.) (1966) - Ixodid ticks (Acarina, Ixodoidea) of central Africa. Ann. Mus. roy. Afrique centrale, Tervuren, 4 vol.: I, 145 : 275 pp. (General introduction, genus Amblyomma Koch, 1844); II, 146 : 205 pp. (Genus Ixodes Latreille, 1795); III, 147 : 555 pp. (Genus Rhipicephalus Koch, 1844); IV, 148 : 412 pp. (Genera Aponomma Neumann, 1899, Boophilus Cur-tice, 1891, Dermacentor Koch, 1844, Haemaphysalis Koch, 1844, Hyalomma Koch, 1844 and Rhipicentor Nuttall & Warburton, 1908).

- ELBL (A.), RAHM (U.H.) & MATHYS (G.)(1966) - Les mammifères et leurs tiques dans la forêt du Rugege. Acta trop., 23 (3): 223-263.
- ELPATHEVSKII (V.S.)(1934) - /Beobachtungen an Rhipicephalus sanguineus Latr. in der Stadt Baku/. Trud. Azerb. Fil. Akad. Nauk S.S.S.R., 7 : 127-130.
- ENICK (K.)(1947) - Zur Kenntnis der Zeckenfauna von Sued- und Osteuropa. Monatsh. Veterinaarmed., 2 (5): 75-81.
- EVANS (S.A.)(1935) - Ticks of Tanganyika. Ann. Rep. Dept vet. Sci. anim. Husb. Tanganyika, 1934 : 21.
- FAIN (A.)(1949) - Contribution à l'étude des arthropodes piqueurs dans le territoire de Banningville (régions du Bas-Kwango et du Bas-Kwilu). Rev. Zool. Bot. afr., 42 (2): 175-182.
- FEIDER (Z.)(1965) - Fauna Republicii populare româna. Arachnida, 5 (2) : Acaromorpha, suprafamilia Ixodoidea (capuşe). Bucuresti (Ed. Acad. Rep. pop. rom.) : 404 pp.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1951) - A note on eastmediterranean species of the genus Haemaphysalis. Bull. Res. Council. Israel, 1 (3): 96-107.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1952) - On the identity of Rhipicephalus sanguineus Latreille. Bull. Res. Council. Israel, 2 (2): 187-194.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1953) - The identity of Rhipicephalus sanguineus in the U.S.A. J. Parasit., 39 (6): 670.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1953) - On the identity of Haemaphysalis erinacei and H. taurica. Bull. Res. Council. Israel, 2 (4): 372-378.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1953) - Rhipicephalus bursa in Israel. Bull. Res. Council. Israel, 3 B (3): 201-206.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1954) - Revision of the genus Hyalomma. I. Description of Koch's types. Bull. Res. Council. Israel, 4 B (2): 150-170.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1955) - On two rare genera of ticks of domestic stock in Israel. Bull. Res. Council. Israel, 5 B (2): 193-194.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1956) - Host specificity of Rhipicephalus sanguineus (Latreille) and R. secundus Feldman-Muhsam in Israel. Bull. entom. Res., 47 (1): 43-45.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1956) - The value of the female aperture and the peristigmal hairs for specific diagnosis in the genus Rhipicephalus. Bull. Res. Council. Israel, 5 B (3-4): 300-306.

- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1957) - Revision of the genus Hyalomma. II. The subgenus Hyalomma. Parasitology, 47 (1-2): 46-59.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1960) - The South African ticks Rhipicephalus capensis Koch and R.gertrudae n.sp. Parasitology, 46 (1): 101-103.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1960) - The ticks of Sinai. Bull. Res. Counc. Israel, 9 B (1): 57-64.
- FELDMAN-MUHSAM (B.)(1962) - Revision of the genus Hyalomma. III. H.lusitanicum Koch and H.anatolicum Koch. Parasitology, 52 (1-2): 211-219.
- FELDMAN-MUHSAM (B.) & SATUREN (I.M.)(1961) - Notes on the ecology of Ixodid ticks of domestic stock in Israel. Bull. Res. Counc. Israel, 10 B (1-2): 53-61.
- FIASSON (R.)(1943) - Contribution à l'étude des arthropodes vulnérants du Moyen-Congo. Rev. Sci. méd. pharm. vét. Afr. fr. libre, 2 (3): 257-282.
- FRANCHINI (G.)(1927)- Ixodidi delle colonie italiane dell'Africa del nord e dell'Africa orientale. Arch. ital. Sci. med. colon., 8 (10): 555-558.
- FRANCHINI (G.)(1929)- Sulla distribuzione degli Ixodidi (Ixodoidea) nelle nostre colonie. Cirenaica. Arch. ital. Sci. med. colon., 10 (1): 2-7.
- FRANCHINI (G.)(1929)- Idem. Tripolitana. Ibidem, 10 (2): 49-52.
- FRANCHINI (G.)(1929)- Idem. Somalia. Ibidem, 10 (3): 131-135.
- FRANCHINI (G.)(1929)- Idem. Eritrea. Ibidem, 10 (11): 540-543.
- GARIBALDI (M.)(1935) - Distribuzione geografica degli Ixodidi nelle nostre colonie dell'Africa settentrionale. Arch. ital. Sci. med. colon., 16 (9): 664-671.
- GEIGY (R.)(1955) - Observations sur les phacochères du Tanganyika. Rev. suisse Zool., 62 (8): 139-163.
- GIL COLLADO (J.)(1938) - Los ácaros de Espana (Ixodoideos). Datos actuales respecto a su distribución. Broteria, 7 (3): 99-109.
- GIL COLLADO (J.)(1948) - Acaros Ixodoideos de España. Rev. Sanid. Hig.públ. Madrid, 22 (5): 389-440.
- GILLARD (A.)(1949) - Les tiques et la babésiose bovine à la Réunion. Rev. agric. Réunion, 49 : 5-11, 51-58.

- GOLDSMID (J.M.)(1967) - Observations on the behaviour of the blue tick, Boophilus decoloratus (Koch) (Acarina : Ixodidae). J. entom. Soc. South Africa, 29 (1): 74-89.
- GRAY (W.J.)(1961) - Rhipicephalus evertsi : notes on free-living phases. Bull. epiz. Dis. Afr., 9 (1): 25-27.
- GRETILLAT (S.)(1958) - Ixodes vecteurs des maladies du gros et du pztit bétail à Madagascar. Rap. ann. Lab. central Elev. Madagascar, 1957, 187 pp. : 90.
- GRIMALDI (V.)(1934) - Gli Ixodidi delle colonie italiane e le malattie da essi trasmesse. Arch. ital. Sci. med. colon., 15 (7): 504-513.
- HAMPSHIRE (F.J.W.)(1958) - Tick distribution survey. Ann. Rap. vet. Dept Tanganyika, 1956, (2): 63-72.
- HOOGSTRAAL (H.)(1953) - On ticks (Ixodidae) of Southern French Somaliland and the rediscovery of Rhipicephalus longicoxatus Neumann, 1905. Ann. entom. Soc. Amer., 46 (3): 393-398.
- HOOGSTRAAL (H.)(1953) - Ticks of the Malagasy faunal region (excepting the Seychelles), their origin and host relationships; descriptions of five new Haemaphysalis species. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, 111 (2): 37-113.
- HOOGSTRALL (H.)(1954) - A preliminary annotated list of ticks (Ixodoidea) of the Anglo Egyptian Sudan. J. Parasit., 40 (3): 304-310.
- HOOGSTRAAL (H.)(1954) - Noteworthy African ticks (Ixodoidea) records in British Museum (Natural History) collections. Proc. entom. Soc. Washington, 56 (6): 273-279.
- HOOGSTRAAL (H.)(1955) - Notes on African Haemaphysalis ticks. I. The Mediterranean littoral hedgehog parasite H.erinacei Pavesi, 1884 (Ixodoidea, Ixodidae). J.Parasit., 41 (3): 221-233.
- HOOGSTRAAL (H.)(1955) - Notes on African Haemaphysalis ticks. II. The ground squirrel parasites H.calcarata Neumann, 1902 and H.houyi Nuttall & Warburton, 1915 (Ixodoidea, Ixodidae). J. Parasit., 41 (4): 361-373.
- HOOGSTRAAL (H.)(1956) - African Ixodoidea. I. Ticks of the Sudan. Res. Rep. N.A.M.R.U. 005 050.29.07, Washington (U.S. Govt Print Office), 0-390 800 : 110⁰ pp.
- HOOGSTRAAL (H.)(1956) - Some African tick problems. Bull. epiz. Dis. Africa, 4 (4): 275-282.

- HOOGSTRAAL (H.)(1956) -- Notes on African Haemaphysalis ticks. III. The hyrax parasites H.bequaerti sp.n., H.orientalis Nuttall & Warburton, 1915 (new combination) and H.cooleyi Bedford, 1929 (Acarina, Ixodidae). J. Parasit., 42 (2): 156-172.
- HOOGSTRAAL (H.)(1958) -- Notes on Haemaphysalis ticks. IV. Description of Egyptian populations of the yellow dog tick H.leachii leachii (Audouin, 1927)(Ixodoidea, Ixodidae). J. Parasit., 44 (5): 548-558.
- HOOGSTRAAL (H.)(1959) - Ixodes festai Rondelli, 1926 (Ixodoidea, Ixodidae) of the western Mediterranean area : a review. Arch. Inst. Pasteur Maroc, 5 (10): 710-713.
- HOOGSTRAAL (H.)(1959) - On Allophysalis, a new subgenus of Haemaphysalis (Ixodoidea, Ixodidae). J. egypt. publ. Health Assoc., 34 (1): 37-42.
- HOOGSTRAAL (H.)(1961) - Migrating birds and their ectoparasites in relation to disease. East afr. med. J., 38 (5): 221-226.
- HOOGSTRAAL (H.)(1963) - Patterns of tick infestation on birds. J. Parasit., 49 (5), sect. 2 : 30.
- HOOGSTRAAL (H.)(1964) - Ergebnisse der zoologischen Nubien-Expedition 1962. XXVII. Ticks and parasitic mites. Ann. naturhist. Mus. Wien, 67 : 627-629.
- HOOGSTRAAL (H.)(1963) - Notes on African Haemaphysalis ticks. V. Redescription and relationships of H.silacea Robinson, 1912 from South Africa (Ixodoidea, Ixodidae). J. Parasit., 49 (5): 830-837.
- HOOGSTRAAL (H.)(1964) - Notes on African Haemaphysalis ticks. VI. H.spinulosa Neumann, 1901 and its relation to biological and nomenclatorial problems in the H.leachii group of Africa and Asia (Ixodoidea, Ixodidae). J. Parasit., 50 (6): 786-791.
- HOOGSTRAAL (H.)(1966) - The Haemaphysalis ticks (Ixodoidea, Ixodidae) of birds. 2. Redescription of the type material of H. (Rhipistoma) madagascariensis Colas-Belcour & Millot. J. Parasit., 52 (4): 801-804.
- HOOGSTRAAL (H.)(1965) - Phylogeny of Haemaphysalis ticks. Proc. 12 th. internat. Congr. Entom. London, 1964 : 760-761.
- HOOGSTRAAL (H.)(1967) -- Tick distribution and host specificity. Seminar on ecology, biology and control of ticks and mites of public health importance. Geneva (10-15 December 1967), O.M.S./ W.H.O.: 121-126.

- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1957) - Results of the NAMRU 3 Southeastern Egypt expedition, 1954. 5. Ticks (Ixodoidea). Bull. zool. Soc. Egypt, 1955-1956, 13 : 45-51.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1958) - Observations on Egyptian Hyalomma ticks (Ixodoidea, Ixodidae). I. Parasitism of lizards by nymphs. Ann. entom. Soc. Amer., 51 (1): 7-12.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1958) - Idem. 2. Parasitism of migrating birds by immature H.rufipes Koch. Ibidem, 51 (1): 12-16.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1958) - Idem. 3. Infestations of greater gerbils especially by immature H.impeltatum Schulze & Schlottke. Ibidem, 51 (1): 17-19.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1958) - Idem. 4. Identity, distribution and hosts of H.franchinii Tonelli-Rondelli (new combination). Systematic status of H.tunesiacum Schulze & Schlottke and its subspecies. Ibidem, 51 (4): 397-400.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1958) - The ticks (Ixodoidea) of Egypt. A brief review and keys. J. egypt. publ. Health Assoc., 33 (3): 51-85.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1958) - The ticks (Ixodoidea) of Iraq : keys, hosts and distribution. J. iraqi med. Profession, 6 (2-3): 1-22.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1959) - Observations on Egyptian Hyalomma ticks. 5. Biological notes and differences in identity of H.anatolicum and its subspecies anatolicum Koch and excavatum Koch among Russian and other workers. Identity of H.lusitanicum Koch. Ann. entom. Soc. Amer., 52 (3): 243-261.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1959) - Ticks (Ixodoidea) of Arabia, with special reference to the Yemen. Fieldiana, Zoology, 39 (28): 297-322.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1960) - Observations on ticks (Ixodoidea) of Libya. Ann. entom. Soc. Amer., 53 (4): 445-457.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1960) - Some host relationships of the tortoise tick Hyalomma (Hyalommast) aegyptium (L.) (Ixodoidea, Ixodidae) in Turkey. Ann. entom. Soc. Amer., 53 (4): 457-458.
- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.) (1960) - Boophilus kohlsi n.sp. (Acarina, Ixodidae) from sheep and goats in Jordan. J. Parasit., 46 (4): 441-448.

- HOOGSTRAAL (H.) & KAISER (M.N.)(1961) - Ticks from European-Asiatic birds migrating through Egypt into Africa. Science, 133 (3448) : 277-278.
- HOOGSTRAAL (H.), KAISER (M.N.), ORMSBEE (R.A.), OSBORN (D.J.), HELMY (I.) & GABER (1967) - Hyalomma (Hyalomma) rhypicephaloides Neumann (Ixodoidea, Ixodidae) : its identity, hosts and ecology, and Rickettsia conori, R.prowazeki and Coxiella burneti infections in rodent hosts in Egypt. J. med. Entom., 4 (4): 391-400.
- HOOGSTRAAL (H.), KAISER (M.N.) & PEDERSEN (E.C.)(1969) - Hyalomma (Hyalomma) punt n.sp. (Ixodoidea, Ixodidae), a relict parasite of domestic animals in arid areas of Northern Somali Republic. Ann. entom. Soc. Amer., 62 (2)/ 415-419.
- HOOGSTRAAL (H.), KAISER (M.N.), SEYMOUR (C.) & GABER (S.)(1967) - Note-worthy recent tick records from Egypt. 1. Ixodes arboricola Schulze & Schlottke infesting resident, migrant and wintering birds in the Western coastal desert. J. egypt. publ. Health Assoc., 42 (6): 223-229.
- HOOGSTRAAL (H.), KAISER (M.N.), TRAYLOR (M.), GABER (S.) & GUINDY(E.)(1961)- Ticks (Ixodoidea) on birds migrating from Africa to Europe and Asia. Bull. Org. mond. Santé, 24 (): 197-212.
- HOOGSTRAAL (H.), KAISER (M.N.), TRAYLOR (M.), GUINDY (E.) & GABER (S.)(1963)- Ticks (Ixodidae) on birds migrating from Europe and Asia to Africa, 1959-1961. Bulla; Org. mond. Santé, 28 (): 235-262.
- HOOGSTRAAL (H.), KOHLS (G.M.) & TRAPIDO (H.)(1965) - Haemaphysalis (Rhipistoma) eupleres sp.n. from a Madagascar carnivore and definition of the subgenus Rhipistoma Koch (resurrected)(Ixodoidea, Ixodidae). J. Parasit., 51 (6): 997-1000.
- HOOGSTRAAL (H.) & THEILER (G.)(1959) - Ticks (Ixodoidea, Ixodidae) parasitizing lower primates in Africa, Zanzibar and Madagascar. J. Parasit., 45 (2): 217-222.
- HOOGSTRAAL (H.) & TRAPIDO (H.)(1966) - Studies on Southeastern Asian Haemaphysalis ticks (Ixodoidea, Ixodidae). Species described by Supino in 1897 from Burma, with special reference to H.(Rhipistoma) asiaticus (= H.dentipalpis Warburton & Nuttall). J. Parasit., 52 (6): 1172-1187.
- HOOGSTRAAL (H.), TRAYLOR (M.), GABER (S.), MALAKATIS (G.), GUINDY (E.) & HELMY (I.)(1964) - Ticks (Ixodidae) on migrating birds in Egypt, spring and fall 1962. Bull. Org. mond. Santé, 30 (): 355-367.

- HOOGSTRAAL (H.), UILENBERG (G.) & KLEIN (J.M.)(1966) - Haemaphysalis (Dermaphysalis) nesomys subgenus and sp.n.(Ixodoidea, Ixodidae), a leathery parasite of Nesomys rufus Peters (Rodentia) in Madagascar. J. Parasit., 52 (6): 1199-1202.
- HOOGSTRAAL (H.), UILENBERG (G.) & KLEIN (J.M.)(1967) - Haemaphysalis (Rhipistoma) anoplos sp.n., a spurless tick of the elongata group (Ixodoidea, Ixodidae) parasitizing Nesomys rufus Peters (Rodentia) in Madagascar. J. Parasit., 53 (5)/ 1103-1105.
- HORNBY (H.E.)(1927) - East coast fever. Ann. Rep. Dept vet. Sci. anim. Husb. Tanganyika, 1926 : 30.
- HORNBY (H.E.)(1935) - East coast fever. Ann. Rep. Dept vet. Sci. anim. Husb. Tanganyika, 1934 : 9-11.
- HOWARD (C.W.)(1907) - Two little known ticks of the Transvaal. Transvaal agric. J., 5 (19): 581-584.
- HOWARD (C.W.)(1908) - A list of the ticks of South Africa, with descriptions and keys. Ann. Transvaal Mus., 1 (2): 73-172. Farmers Bull. (Transvaal Dept Agric.), 30 : 96 pp.
- HOWARD (C.W.)(1909) - A new species of Haemaphysalis from East Africa. Ann. Transvaal Mus., 1 (4): 219-223.
- HOWARD (C.W.)(1909) - A note on the distribution and hosts of Ixodes pilosus howardi Neumann. Trans. roy. Soc. South Afr., 1 (1): 126.
- HUBBARD (C.A.)(1955) - Some ticks from Iraq. Entom. News, 66 (7): 189-191.
- KAISER (M.N.) & HOOGSTRAAL (H.)(1964) - The Hyalomma ticks (Ixodoidea, Ixodidae) of Pakistan, India and Ceylon, with keys to subgenera and species. Acarologia, 6 (2): 257-286.
- KAISER (M.N.) & HOOGSTRAAL (H.)(1967) - Noteworthy recent tick records from Egypt. 2. Hosts, distribution and ecology of Rhipicephalus simus Koch. J. egypt. publ. Health Assoc., 42 (6): 231-242.
- KAISER (M.N.) & HOOGSTRAAL (H.)(1969) - Redescription of Hyalomma (H.) erythraeum Tonelli-Rondelli (resurrected), description of the female and immature stages, and hosts and distribution in Ethiopia and Somali Republic. Ann. entom. Soc. Amer., 61 (5): 1228-1235.
- KARRAR (G.), KAISER (M.N.) & HOOGSTRAAL (H.)(1963) - Ecology and host relationships of ticks (Ixodoidea) infesting domestic animals in Kassa Province, Sudan, with special reference to Amblyomma lepidum Doenitz. Bull. entom. Res., 54 (3): 509-522.

- KING (H.H.)(1911) - Report of the entomological section. Rep. Wellcome trop. Res. Lab., 4 B : 95-150.
- KING (H.H.)(1926) - The ticks (Ixodoidea) of the Sudan. Entom. Bull. Sudan, (23): 21 pp.
- KOHLIS (G.M.) & CLIFFORD (C.)(1961) - A new species of Ixodes (Lepidixodes) from bats in Malaya, North Borneo and the Congo (Acarina, Ixodidae). Acarologia, 3 (3): 285-290.
- KRATZ (W.)(1940) - Die Zeckengattung Hyalomma Koch. Ztschr. Parasitenk., 1939, 4 (11): 510-562.
- KULCZYNSKI (W.)(1916) - Spinnentiere (Arachnoidea) Entomologie aus der Mammut- und Rhinoceros-Zeit Galiziens. Entom. Ztschr., 30 (1): 42.
- KURTPINAR (H.)(1954) - Türkiye keneleri, morfologi, biyoloji, konakçı, yayılışları ve medikal önemleri /Morphology and biology of the ticks of Turkey/. Güven Matbaası, Ankara : 113 pp.
- LAMONTELLERIE (M.)(1960) - Tiques (Acarina, Ixodoidea) du cercle de Sikasso (République soudanaise). Bull. Soc. Path. exot., 53 (4): 751-757.
- LAMONTELLERIE (M.)(1966) - Tiques (Acarina, Ixodidae) de Haute-Volta. Bull. Inst. fond. Afr. noire, 28 (2): 597-642.
- LARROUSSE (F.)(1923) - Description d'une nouvelle espèce de Rhipicephalus du Congo Belge, Rh.schwetzi n.sp. Rev. Zool. Afr., 15 (2): 214-216.
- LARROUSSE (F.)(1925) - Nouvelle espèce tunisienne du genre Haemaphysalis : H.nicollei n.sp. Arch. Inst. Pasteur Tunis, 14 (1): 97-100.
- LAVIER (G.)(1923) - Ixodidés récoltés au Maroc. Ann.Parasit. hum. comp., 1 (2): 200-201.
- LAWRENCE (.)(1959) - Piroplasmosis, African coast fever. Theileriosis. Rep. Secr. fed. Min. Agric. Fed. Rhodesia Nyasaland, 1958 : 176-177.
- LEIBMAN (A.L.) & KLYOŠKINA (E.A.)(1962) - /Distribution of Rhipicephalus sanguineus Latr. in the Crimea and Marseilles fever in man/. Zool. Ž., 41 (8): 1162-1165.
- LEWIS (E.A.)(1931) - Report on tick survey in Kenya colony. Ann. Rep. Dept Agric. Kenya, 1930 : 151-162.
- LEWIS (E.A.)(1931) - Observations on ticks and tick-borne diseases. Bull. Dept Agric. Kenya, 1931 (2): 15 pp.

- LEWIS (E.A.)(1931) - A study of the ticks in Kenya colony. I. Report on an investigation into the tick problem in the Rift Valley, Kenya colony. Bull. Dept Agric. Kenya, 1931 (17): 19 pp.
- LEWIS (E.A.)(1932) - Ticks and tick-borne diseases. Ann. Rep. Dept Agric. Kenya, 1931 : 218-220, 281, 294-297.
- LEWIS (E.A.)(1932) - Some tick investigations in Kenya colony. Parasitology, 24 (2): 175-182.
- LEWIS (E.A.)(1932) - A study of the ticks in Kenya colony. II. A report on an investigation into the tick problem in the Rift Valley, the Uasin Gishu and the Trans-Nzoia districts, Kenya colony. Bull. Dept Agric. Kenya, 1932 (6): 33 pp.
- LEWIS (E.A.)(1933) - Rhipicephalus ayrei n.sp., a tick from Kenya colony. Parasitology, 25 (2): 269-272.
- LEWIS (E.A.)(1933) - Tick survey in the Masai reserve. Ann. Rep. Dept Agric. Kenya, 1932 : 289-290.
- LEWIS (E.A.)(1934) - Distribution of Rhipicephalus appendiculatus. Ann. Rep. Dept Agric. Kenya, 1933 : 375-377.
- LEWIS (E.A.)(1934) - A study of the ticks in Kenya colony. III. Investigations into the tick problem in the Masai reserve. Bull. Dept Agric. Kenya, 1934 (7): 67 pp.
- LEWIS (E.A.)(1939) - The ticks of East Africa. I. Species, distribution, influence of climate, habits and life histories. Empire J. exp. Agric., 7 (27): 261-270.
- LIPPARONI (L.)(1957) - Indagini nelle zecche del medio Uebi Scebeli (Somalia). Nuovi Ann. Ig. Microbiol., 8 (5): 512-518.
- LOUNSBURY (C.P.)(1899) - Ticks. Rep. Dept Agric Cape G. Hope, 1898 : 43-46.
- LOUNSBURY (C.P.)(1900) - Tick investigations. Rep. Dept Agric. Cape G. Hope, 1899 : 19-34.
- LOUNSBURY (C.P.)(1900) - Notes on some South African ticks. Bull. U. S. Bureau Entom., 26 : 41-48.
- LOUNSBURY (C.P.)(1903) - A note on tick investigation. Transvaal agric. J., 1 (4): 11-12.
- LOUNSBURY (C.P.)(1904) - Distribution of coast fever ticks. Agric. J. Cape G. Hope, 25 (3): 268-270.
- LOUNSBURY (C.P.)(1906) - Habits and peculiarities of some South African ticks. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci. 75th. Meeting, 1905 (D) : 282-291.

- MACFIE (J.W.S.)(1916) - Notes on the insects collected at Accra during the year. Rep. Accra Lab., 1915, London : 76-79.
- Mac KINNON (J.)(1960) - Piroplasmosis. African coast fever. Theileriosis. Rep. Secr. fed. Min. Agric. Fed. Rhodesia Nyasaland, 1959 : 178-179.
- MASSEY (A.Y.)(1908) - Some ticks of central Africa. J. trop. Med. Hyg., 11 (5): 70.
- MATTHYSSE (J.G.)(1954) - Report on tick-borne diseases. Lusaka, N.Rhodesia (Govt Printer): 28 pp.
- MAZLUM (Z.)(1968) - Hyalomma asiaticum asiaticum Schulze & Schlottke, 1929, its distribution, hosts, seasonal activity, life cycle and role in transmission of bovine theileriosis in Iran. Acarologia, 10 (3): 437-442.
- MEIRA (M.T.V. de), RUFFIE (J.) & SOUZA (H.T. de)(1957) - Algumas carraças das ilhas de Cabo Verde. An. Inst. Med. trop. Lisboa, 14 (3-4): 425-427.
- METTAM (R.W.M.)(1932) - Ticks of Uganda. Ann. Rep. vet. Dept Uganda, 1931 : 19.
- METTAM (R.W.M.)(1935) - Ticks of Uganda. Ann. Rep. vet. Dept Uganda, 1934 : 22.
- MEZA (J. de)(1918) - The common ticks in Nyasaland with some notes on the anatomy and biology of ticks in general. Bull. Dept Agric Nyasaland, 1 : 3-32.
- MIMIOGLU (M.)(1954) - Die Schildzecken (Ixodiden) der Haustiere in der Türkei. Vet. Fak. Dergis Ankara, 1 (2): 20-34.
- MINNING (W.)(1935) - Beitræge zur Systematik und Morphologie der Zeckengattung Boophilus Curtice. Ztschr. Parasitenk., 1934, 7 (1): 1-43.
- MINNING (W.)(1935) - Zur Kenntnis des Genus Boophilus Curtice. I. Ztschr. Parasitenk., 1934, 7 (6): 719-721.
- MINNING (W.)(1936) - Zur Kenntnis des Genus Boophilus Curtice. II. Ztschr. Parasitenk., 1935, 8(3): 365-370.
- MOODY (W.J.)(1922) - Ticks. Rep. vet. Dept Govt Gold Coast, 1921 : 1-18.
- MOREL (P.C.)(1956) - Tiques d'animaux sauvages. Le parc national du Niokolo-Koba, Sénégal. I. Mém. Inst. fr. Afr. noire, 48 : 229-232.
- MOREL (P.C.)(1957) - Rhipicephalus boueti n.sp. (Acarina, Ixodidae) parasite des damans du Dahomey. Bull. Soc. Path. exot., 50 (5): 696-700.

- MOREL (P.C.)(1958) - Les tiques des animaux domestiques de l'Afrique occidentale française. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 11 (2): 153-189.
- MOREL (P.C.)(1959) - Présence en France d'Ixodes festai Rondelli, 1926. Ann. Parasit. hum. comp., 33 (4): 549-551.
- MOREL (P.C.)(1959) - Les Hyalomma (Acariens, Ixodidae) de France. Ann. Parasit. hum. comp., 33 (4): 552-555.
- MOREL (P.C.)(1961) - Tiques (Acarina, Ixodoidea). Deuxième note. Le parc national du Niokolo-Koba (Sénégal). II. Mém. Inst. fr. Afr. noire, 62 : 33-90.
- MOREL (P.C.)(1962) - Biologie des tiques et transmission des piroplasmoses. Rap. Congr. F.A.O.- O.I.E., Le Caire. 1962 : 64 pp.
- MOREL (P.C.)(1963) - Sur quelques Haemaphysalis paléarctiques. Ann. Parasit. hum. comp., 38 (6): 915-923.
- MOREL (P.C.)(1963) - Tiques (Acarina, Ixodoidea). La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. V. Mém. Inst. fr. Afr. noire, 66 : 33-40.
- MOREL (P.C.)(1965) - Redescription d'Ixodes djaronensis Neumann, 1907 (Acarina, Ixodoidea). Acarologia, 7 (2): 274-280.
- MOREL (P.C.)(1965) - Description d'Haemaphysalis rauffliebi n.sp. d'Afrique centrale (Acariens, Ixodoidea). Acarologia, 7 (2): 281-285.
- MOREL (P.C.)(1965) - Description d'Ixodes brumpti n.sp. (Acariens, Ixodoidea) des damans du Harrar. Ann. Parasit. hum. comp., 40 (2): 215-218.
- MOREL (P.C.)(1965) - Distribution des Rhipicephalus du bétail dans les steppes et savanes d'Afrique occidentale. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 1964, 17 (3): 581-585.
- MOREL (P.C.)(1965) - Description de Rhipicephalus moucheti n.sp. (groupe de Rh.sanguineus ; Acariens, Ixodoidea). Rev. Elev.Méd. vét. Pays trop., 17 (4): 615-617.
- MOREL (P.C.)(1965) - Description de Rhipicephalus cliffordi n.sp. d'Afrique occidentale (groupe de Rh.compositus; Acariens, Ixodoidea). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 1964, 17 (4): 637-654.
- MOREL (P.C.)(1966) - Description de Scaphixodes domergui n.sp. de Madagascar (Ixodoidea). Acarologia, 8 (2): 200-207.
- MOREL (P.C.)(1966) - Sur quelques larves d'Ixodes Latreille, 1796, d'Afrique (Acariens, Ixodoidea). Acarologia, 8 (2): 208-221.

- MOREL (P.C.)(1966) - Etude sur les tiques du bétail en Guadeloupe et Martinique. I. Les tiques et leur distribution (Acariens, Ixodoidea). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 19 (3): 307-321.
- MOREL (P.C.) & FINELLE (1961) - Les tiques des animaux domestiques du Centre-Afrique. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 14 (2): 191-197.
- MOREL (P.C.) & GRABER (M.)(1961)- Les tiques des animaux domestiques du Tchad. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 14 (2): 199-203.
- MOREL (P.C.) & MAGIMEL (J.)(1959) - Les tiques des animaux domestiques de la région de Fort-Lamy (Tchad) et Fort-Foureaux (Cameroun). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 12 (1): 53-57.
- MOREL (P.C.) & MOUCHET (J.)(1958) - Les tiques du Cameroun (Ixodidae et Argasidae). Ann. Parasit. hum. comp., 33 (1-2): 69-111.
- MOREL (P.C.) & MOUCHET (J.)(1965) - Les tiques du Cameroun (Ixodidae et Argasidae). II. Ann. Parasit. hum. comp., 40 (4): 477-496.
- MOREL (P.C.), SENEVET (G.) & RODHAIN (F.)(1969) - Morphologie de quelques larves d'Ixodes d'Afrique centrale. Rev. Zool. Bot. afr., 79 (1-2): 132-141.
- MOREL (P.C.) & VASSILIADES (G.)(1963) - Les Rhipicephalus du groupe sanguineus : espèces africaines (Acariens, Ixodidae). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 1963, 15 (4): 343-386.
- MOREL (P.C.) & VASSILIADES (G.)(1965) - Description de Rhipicephalus muhsamae n.sp. de l'Ouest-Africain (groupe de Rh.simus; Acariens, Ixodoidea). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 1964, 17 (4): 619-636.
- MOUTIA (L.A.) & MAMET (R.)(1947) - An annotated list of insects and Acarina of economic importance in Mauritius. Bull. Sci. Series, Dept Agric. Mauritius, (29): 43 pp.
- MULLIGAN (E.J.)(1938) - Veterinary Department annual report. Rep. vet. Dept Kenya, 1937 : 21-22, 88-89.
- NEAVE (S.A.)(1912) - Notes on the blood-sucking insects of Eastern tropical Africa. Bull. entom. Res., 3 (3): 275-323.
- NEMENZ (H.)(1960) - Ergebnisse der von Dr. O. Paget und Dr. E. Kritschner auf Rhodos durchgeführten zoologischen Exkursionen. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 64 (1): 143-145.
- NEMENZ (H.)(1953) - Ergebnisse der oesterreichischen Iran-Expedition 1949/1950. Ixodidae. Sitzungsber. oest. Akad. Wien, 162 I (1): 61-63.

- NEUMANN (L.G.)(1897) - Révision de la famille des Ixodidés. II. Rhipicephalae. Mém. Soc. zool. France, 10 (3-4): 324-420.
- NEUMANN (L.G.)(1899) - Révision de la famille des Ixodidés. III. Ixodae. Mém. Soc. zool. France, 12 (2): 107-294.
- NEUMANN (L.G.)(1900) - Notice sur la collection d'Ixodidae de M. C.G. Schillings (Weiherhof, Guerzenich bei Dueren). Toulouse : 4 pp.
- NEUMANN (L.G.)(1901) - Révision de la famille des Ixodidés. IV. Mém. Soc. zool. France, 14 (2-3): 249-372.
- NEUMANN (L.G.)(1902) - Notes sur les Ixodidés. I. Arch. Parasit., 6 (1): 109-128.
- NEUMANN (L.G.)(1902) - Note sur une collection d'ectoparasites recueillis en Abyssinie par M. le Baron C. von Erlanger. Arch. Parasit., 6 (2): 293-294.
- NEUMANN (L.G.)(1904) - Notes sur les Ixodidés. II. Arch. Parasit., 8 (3): 444-464.
- NEUMANN (L.G.)(1905) - Notes sur les Ixodidés. III. Arch. Parasit., 9 (2): 225-241.
- NEUMANN (L.G.)(1906) - Notes sur les Ixodidés. IV. Arch. Parasit., 10 (2): 195-219.
- NEUMANN (L.G.)(1907) - Description of two new species of African ticks. Ann. trop. Med. Parasit., 1 (1): 115-120.
- NEUMANN (L.G.)(1907) - Notes sur les Ixodidés. V. Arch. Parasit., 11 (2): 215-232.
- NEUMANN (L.G.)(1907) - Quatre espèces nouvelles d'Ixodidés. Notes Leyden Mus., 29 (2): 88-100.
- NEUMANN (L.G.)(1907) - Note sur les Ixodidae recueillis dans les îles de l'océan Indien par M.J. Stanley Gardiner. Trans. linn. Soc. London, Zool., Ser. 2, 12 (2): 193-196.
- NEUMANN (L.G.)(1907) - Ixodidae. Wiss. Ergebnisse schwed. zool. Exped. Kili- mandjaro, Meru, Deutsch-Ostafrikas 1905-1906 (Sjoestedt), Uppsala, 20 (2): 17-30.
- NEUMANN (L.G.)(1908) - Description de Rhipicentor vicinus. Ann. Transvaal Mus., 1 (2): 170.
- NEUMANN (L.G.)(1908) - Notes sur les Ixodidés. VI. Arch. Parasit., 12 (1): 5-27.

- NEUMANN (L.G.)(1908) - Description d'une nouvelle espèce d'Ixodiné. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 14 (7): 352-355.
- NEUMANN (L.G.)(1908) - Notes sur les Ixodinés. VII. Notes Leyden Mus., 30 (1): 73-91.
- NEUMANN (L.G.)(1908) - Ordre des Acariens. Famille des Ixodidés. in FOA (E.), Résultats scientifiques des voyages en Afrique. Paris (Impr. nat.), 742 pp. : 584-586.
- NEUMANN (L.G.)(1909) - Le pou d'Orycteropus afer et une nouvelle sous-espèce d'Amblyomma. Jahrb. Nassau Ver. Naturk. Wiesbaden, 62 : 2-6.
- NEUMANN (L.G.)(1909) - A new variety of Ixodes pilosus Koch. Trans. roy. Soc. South Africa, 1908, 1 (1): 125.
- NEUMANN (L.G.)(1901) - Sur quelques espèces d'Ixodidae nouvelles ou insuffisamment connues. Ann. Sci. nat., 12 bIX (1-3): 161-176.
- NEUMANN (L.G.)(1910) - Sur trois types d'Ixodinae de Kolenati appartenant au Musée d'histoire naturelle de Paris. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 4 (3): 191-193).
- NEUMANN (L.G.)(1901) - Description de deux nouvelles espèces d'Ixodinae. Tijdschrift Entom. Deel., 53 (1): 11-17.
- NEUMANN (L.G.)(1911) - Note rectificative à propos de deux espèces d'Ixodinae. Arch. Parasit., 14 (3): 415.
- NEUMANN (L.G.)(1911) - Ixodidae. Das Tierreich, Berlin, 26 : 169 pp.
- NEUMANN (L.G.)(1912) - Ixodides (collected by the swedish zoological expedition to British East Africa, 1911). Ark. Zool., Stockholm, 7 (3): 4-8.
- NEUMANN (L.G.)(1913) - Un nouveau sous-genre et deux nouvelles espèces d'Ixodidés. Bull. Soc. zool. France, 38 (3): 147.
- NEUMANN (L.G.)(1913) - Ixodidae. Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912). Arachnides II. Paris (Schulz): 25-35.
- NEUMANN (L.G.)(1916) - Ixodidei (Acariens): première série. Arch. Zool. exp. génér., 55 (12): 517-527.
- NEUMANN (L.G.)(1922) - Acariens. Voyage de M. le baron M. de Rothschild en Ethiopie. Résultats scientifiques. I. Paris (Impr. Nat.), 1 : 108-125.

- NEWSTEAD (R.), DUTTON (J.E.) & TODD (J.L.)(1907) - Insects and other arthropods collected in the Congo Free State. Ann. trop. Med. Parasit., 1 (1): 3-112.
- NIRO (S.)(1935) - Gli Ixodidi delle nostre colonie dell'Africa orientale. Distribuzione geografica. Arch. ital. Sci. Med. colon., 16 (8): 602-609.
- NUTTALL (G.H.F.)(1910) - New species of ticks. Parasitology, 3 (4): 408-416.
- NUTTALL (G.H.F.)(1912) - Notes on ticks. 2. New species (Amblyomma, Haemaphysalis). Ixodes putus : description of the hitherto unknown larval stage. Parasitology, 5 (1): 50-60.
- NUTTALL (G.H.F.)(1913) - Notes on ticks. 3. On four species of Ixodes. Parasitology, 6 (2): 131-138.
- NUTTALL (G.H.F.)(1913) - Rhipicephalus appendiculatus : variations in size and structure due to nutrition. Parasitology, 6 (2): 195-203.
- NUTTALL (G.H.F.)(1914) - Tick abnormalities. Parasitology, 7 (3): 250-257.
- NUTTALL (G.H.F.)(1916) - Notes on ticks. 4. Relating to the genus Ixodes and including a description of three new species and two new varieties. Parasitology, 8 (3): 294-337.
- NUTTALL (G.H.F.)(1925) - Acarina (Ixodidae). Parasitologia mauritanica. Bull. Comité Etudes hist. sci. Afr. occ. fr., 8 (1): 100-101.
- NUTTALL (G.H.F.) & WARBURTON (C.)(1908) - On a new genus of Ixodoidea together with a description of eleven new species of ticks. Proc. Cambridge philomatic Soc., 1907, 14 (4): 392-416.
- NUTTALL (G.H.F.) & WARBURTON (C.)(1911) - The genus Ixodes. Ticks, a monograph of the Ixodoidea. Cambridge (Univ. Press), 2 : I-XIX, 105-348.
- NUTTALL (G.H.F.) & WARBURTON (C.)(1915) - The genus Haemaphysalis. Ticks, a monograph of the Ixodoidea. Cambridge (Univ. Press), 3 : 349-550.
- NUTTALL (G.H.F.) & WARBURTON (C.)(1916) - Ticks of the Belgian Congo and the diseases they convey. Bull. entom. Res., 6 (4): 313-352.
- NUTTALL (G.H.F.) & WARBURTON (C.)(1930) - Les tiques du Congo-Belge et les maladies qu'elles transmettent. Etudes biol. agric. (Min. Col. Serv. Agric. Roy. Belgique), 2 : 51 pp.

- OEHMAN (C.)(1960) - The geographical and topographical distribution of Ixodes ricinus in Finland. Acta Soc. Fauna Flora fennica, 76 (4): 1-38.
- OLD (J.E.S.)(1909) - Contribution to the study of trypanosomiasis and to the geographical distribution of the blood sucking insects. J. trop. Med. Hyg., 12 (2): 15-22; J. trop. vet. Sci., 4 (3): 395-416.
- OSWALD (B.)(1938) - /On the species, occurrence and distribution of Yugoslavian ticks, with special regard to Southern Serbia/. Jugosl. vet. Glasnik. 18(2): 54-61.
- OSWALD (B.)(1939) - On Yugoslavian (Balkan) ticks (Ixodoidea). Parasitology, 31 (3): 271-280.
- OUDEMAND (A.C.)(1925) - Acarologische aantekeningen. LXXIX. Entom. Ber. Amsterdam, 7 (146): 26-34.
- PANTAZIS (G.P.)(1947) - Ī panis tōn krotōnōn tīs Hellados /Conspectus Ixodidarum Graeciae/. Epist. Epetīridos Panepist. Athīnōn : 71-182.
- PAOLI (G.)(1916) - Ixodidi raccolti nella Somalia italiana meridionale. Redia, 11 (1-2): 269-297.
- PAOLI (G.)(1917) - Escursioni zoologiche del Dottore Enrico Festa nell' isola di Rodi. Ixodoidea. Bol. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, 32 (719): 1-3.
- PARRISH (D.W.)(1961) - The ticks (Argasidae and Ixodidae) of Turkey. J. econ. Entom., 54 (1): 91-92.
- PAVESI (P.)(1883) - Considerazioni sull'aracnofauna dell'Abissinia. Rendic. Ist. Sc. Lett. Lombarde, Ser. 2, 16 (9): 496-501.
- PAVESI (P.)(1884) - Spedizione italiana nell'Africa equatoriale. Risultati zoologici. Aracnidi del regno di Scioa. Ann. Mus. Stor. nat. Genova, 20 : 90-105.
- PAVESI (P.)(1884) - Materiali per lo studio della fauna tunisina. II. Aracnidi. Ann. Mus. Stor. nat. Genova, 20 : 446-447.
- PEARSE (A.S.)(1929) - Ecology of the extoparasites of Nigerian rodents and insectivores. J. Mammal., 10 (3): 229-239.
- PHILIP (C.B.)(1931) - Occurrence of a colony of the tick parasite Hunterellus hookeri Howard in West Africa. U.S. publ. Health Rep., 46 (37) : 2168-2172.
- PHILIP (C.B.)(1931) - Découverte en Afrique occidentale d'Hunterellus hookeri Howard parasite des Ixodides. Ann. Parasit. hum. comp., 9 (3): 276.

- PHILIP (C.B.)(1954) - A new locality record in Africa for the tick parasite Hunterellus hookeri Howard. J. Parasit., 40 (2): 234-235.
- PIERQUIN (L.)(1960) - Note complémentaire sur les tiques du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. Bull. agric. Congo belge, 51 (1): 125-137.
- PIERQUIN (L.) & NIEMEGEERS (K.)(1957) - Répertoire et distribution géographique des tiques au Congo Belge et au Ruanda-Urundi. Bull. agric. Congo belge, 48 (5): 1177-1224.
- PIERQUIN (L.) & NIEMEGEERS (K.)(1958) - Tables dichotomiques pour l'identification des tiques adultes du Congo Belge et du Rwanda-Urundi. Bull. agric. Congo belge, 49 (2): 421-460.
- POCOCK (R.I.)(1900) - On a collection of insects and arachnids made in 1895-1897 in Somaliland, with descriptions of new species. 9. Chilopoda and Arachnida. Proc. zool. Soc. London, : 48-55.
- POMERANCEV (B.I.)(1934) - /Preliminary data on the ecology of the ticks Ixodidae in the valley of Arax/. Zakavk. parazit. Eksped. Armen. Trud. Sov. Izuc. proizv. Sil. Ser. Zakavkaz, 2 : 63-66.
- POMERANCEV (B.I.)(1936) - /Morphology of the genus Rhipicephalus Koch in connection with the construction of a natural classification of the Ixodoidea/. Mag. Parazit. parazit. Bol., 6 (1): 5-32.
- POMERANCEV (B.I.)(1950) - Paukoobražnhye, 4 (2). Iksodovhye klešči. Fauna S.S.S.R., Moskva & Leningrad (Izd. Akad. Nauk S.S.S.R.): 224 pp. /Arachnida, 4 (2). Ixodid ticks. Fauna of the U.S.S.R., Moscow and Leningrad (English translation by A. Elbl, edited by G. Anastos), Washington 6 DC & New York (Amer. Inst. biol. Sci.), 1959 : 199 pp. /.
- POMERANCEV (B.I.) & MATIKAŠVILI (N.V.)(1940) - /Ecological and faunistic outline of Ixodid ticks occurring in Transcaucasia/. Parazit. Sborn., 7 : 100-133.
- RAGEAU (J.)(1951) - Ixodidés du Cameroun. Bull. Soc. Path. exot., 44 (7-8): 441-446.
- RAGEAU (J.)(1953) - Note complémentaire sur les Ixodidae du Cameroun. Bull. Soc. Path. exot., 46 (6): 1090-1098.
- RAGEAU (J.)(1953) - Clés pour l'identification des tiques du Cameroun. Ann. Parasit. hum. comp., 28 (5-6): 399-411.
- RAGEAU (J.)(1965) - Une nouvelle espèce d'Amblyomma parasite de tortues malgaches, A. chabaudi n.sp. (Acariens, Ixodidae). Bull. Soc. Path. exot., 1964, 57 (3): 408-411.

- RAJAGOPALAN (P.K.) & BOSHELL (J.)(1966) - Hosts and life cycle of Ixodes ceylonensis Kohls, 1950, with descriptions of its male, nymph and larva. J. Parasit., 52 (6): 1203-1209.
- ROBERTS (J.I.)(1935) - The ticks of rodents and their nests, and the discovery that Rhipicephalus sanguineus Latr. is the vector of tropical typhus in Kenya. J. Hyg. Cambridge, 35 (1): 1-22.
- ROBINSON (L.E.)(1926)- The genus Amblyomma. Ticks, a monograph of the Ixodoidea, Cambridge (Univ. Press), 3 : 1-302.
- ROBINSON (L.E.)(1912) -- New species of ticks (Haemaphysalis, Amblyomma). Parasitology, 1911, 4 (4): 478-484.
- ROETTI (C.)(1939) - Gli Ixodidi dello Scioa e del Gimma. Riv. Biol. colon., 2 (3): 185-192.
- RONDELLI (M.)(1926) - Missione zoologica del Dr E.Festa in Cirenaica. Res. biol. (Boll. Inst. Zool. Univ. Torino), 1 (4): 45-48.
- RONDELLI (M.)(1926) - Alcuni Ixodidi della Somalia Italiana. Res. Biol. (Boll. Inst. Zool. Univ. Torino), 1 (3): 33-43.
- ROSICKY (B.), CERNY (V.) & LULI (M.)(1960) - Contribution à l'étude sur la présence, la distribution et la bionomie des tiques (Ixodoidea) en Albanie. Ceskosl. Parasit., 7 : 159-188.
- ROUSSELOT (R.)(1946) -- Identité d'un nouvel ixodiné du genre Hyalomma de l'Afrique occidentale française. Ann. Parasit. hum. comp., 21 (3-4): 148-154.
- ROUSSELOT (R.)(1948) - Hyalomma brumpti Delpy, 1946. Description de la larve et de la nymphe. Biologie. Ann. Parasit. hum. comp., 23 (1-2): 31-34.
- ROUSSELOT (R.)(1951) - Ixodes de l'Afrique noire. Bull. Soc. Path. exot., 44 (5-6): 307-309.
- ROUSSELOT (R.)(1953) - Notes de parasitologie. II. Ixodes. Paris (Vigot): 135 pp.
- ROUSSELOT (R.)(1957) - Biotopes des ixodes en Afrique noire française (Influence sur la pathologie, en fonction du climat, de la répartition et de la densité des espèces). Bull. Off. internat. Epiz. 47 (4): 645-652.
- SARATSIOTIS (A.)(1970) - Contribution à l'étude morphologique et biologique des tiques du genre Aponomma Neumann, 1899. I. Aponomma flavomaculatum (Lucas, 1846). II. Aponomma latum (Koch, 1844). Acarologia, - (): /sous presse/.

- SALISBURY (L.E.)(1959) - Ticks in the South African zoological survey collections. X. Rhipicephalus muehlensi. Onderst. J. vet. Sci., 28 (1): 125-132.
- SANT'ANNA BARRETO (J.A.T.)(1929) - Principais insectos hematofagos da Guiné portuguesa. Bol. Agr. gen. Colon., 44 : 195-207.
- SARATSIOTIS (A.)(1970) - Contribution à l'étude morphologique et biologique des tiques du genre Aponomma Neumann, 1899. I. Aponomma flavomaculatum (Lucas, 1846). II. Aponomma latum (Koch, 1844). Acarologia, _ (): . /sous presse/.
- SARATSIOTIS (A.)(1970) - Etude morphologique et donnée biologiques sur Ixodes gibbosus Nuttall, 1916. Ann. Parasit. hum. comp., _ (): . /sous presse/.
- SAUTET (J.)(1936) - Invasion domiciliaire de Rhipicephalus sanguineus et de Teutana triangulosa. Rôle ixodiphage des araignées. Ann. Parasit. hum. comp., 14 (2): 126-129.
- SCHOENAERS (F.)(1951) - Tiques du Congo Belge. Bull. agric. Congo belge, 42 (1): 117-122.
- SCHOENAERS (F.)(1951) - Essai sur la répartition de la theilériose bovine et des tiques vectrices au Ruanda-Urundi, en fonction de l'altitude. Ann. Soc. Belge Méd. trop., 31 (3): 371-375.
- SCHOUTEDEN (H.)(1927) - Ixodes rarus et Rhipicephalus sanguineus trouvés sur l'okapi. Rev. Zool. afr., 15 (2): 14.
- SCHOUTEDEN (H.)(1929) - Arachnides. 2. Acariens. Voyage au Congo de S.A.R. le Prince Léopold de Belgique (1925), 17 (1): 19-20.
- SCHULZ (K.C.A.) & KLUGE (E.B.)(1960) - Dermatitis in the black rhinoceros (Diceros bicornis) due to filariasis. J. South afr. vet. med. Assoc., 31 (2): 265-269.
- SCHULZE (P.)(1919) - Ein Beitrag zur Zeckenfauna Mazedoniens. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1918, (1-2): 189-196.
- SCHULZE (P.)(1919) - Bestimmungstabelle fuer das Zeckengenue Hyalomma Koch. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, (5-6): 189-196.
- SCHULZE (P.)(1923) - Die algerischen Zecken der Gattung Hyalomma Koch. Ztschr. Schaedlbekaempf., 1 (2): 99-100.
- SCHULZE (P.)(1927) - Beitrage zur Kenntniss der Zecken Europas. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1925-1927, (1-10): 109-126.

- SCHULZE (P.) (1929) - Die heutige Verbreitung einzelner Tierarten im Lichte der Erdgeschichtlichen Vergangenheit (besonders der Zecken Dermacentor reticulatus Auct. und Hyalomma marginatum Koch). Ztschr. Morph. Oekol. Tiere, 15 (4): 735-754.
- SCHULZE (P.) (1930). - Die Zeckengattung Hyalomma. I. Ztschr. Parasitenk., 3 (1): 22-48.
- SCHULZE (P.) (1932) - Ueber die Koerpergliederung der Zecken, die Zusammensetzung des Gnathosoma und die Beziehungen der Ixodoidea zu den fossilen Anthracomarti. Sitzungsber. naturf. Ges. Rostock, 3 (3): 104-126.
- SCHULZE (P.) (1933) - Die Arten der Zeckengattung Dermacentor s.l. aus Europa, Asien und Neu-Guinea. Ztschr. Parasitenk., 6 (3): 416-431.
- SCHULZE (P.) (1933) - Neue Ixodiden aus den Gattungen Amblyomma und Aponomma. Zool. Anzeiger, 104 (11-12): 317-323.
- SCHULZE (P.) (1935) - Zur Kenntnis der Zeckengattung Aponomma Neum. Zool. Anzeiger, 112 (11-12): 327-331.
- SCHULZE (P.) (1936) - Zur vergleichende Anatomie der Zecken. Ztschr. Morph. Oekol. Tiere, 30 (1): 1-40.
- SCHULZE (P.) (1936) - Zwei neue Rhipicephalus und eine neue Haemaphysalis nebst Bemerkungen ueber Zeckenarten aus verschiedenen Gattungen. Ztschr. Parasitenk., 8 (5): 521-527.
- SCHULZE (P.) (1936) - Zwei neue Arten der Gattung Hyalomma und die morphologische Bedeutung der der Analbeschiderung der Ixodiden. Zool. Anzeiger, 114 (7-8): 187-192.
- SCHULZE (P.) (1936) - Sind die Saugetiere die urspruenglichen Zeckenwirte ? Zool. Anzeiger, 115 (1-2): 19-24.
- SCHULZE (P.) (1936) - Die Untergattung Hyalomma und die erste Art aus dem tropischen Afrika (Ixod.). Zool. Anzeiger, 116 (9-10): 258-264.
- SCHULZE (P.) (1937) - Trilobita, Xiphosura, Acarina. Eine morphologischen Untersuchung ueber Plangleichheit zwischen Trilobiten und Spinnentiere. Ztschr. Morph. Oekol. Tiere, 32 (2): 181-226.
- SCHULZE (P.) (1937) - Beitrage zur Kenntnis der Zeckengattung Amblyomma. Ztschr. Parasitenk., 9 (6): 689-694.
- SCHULZE (P.) (1938) - Ueber die "bipolare" Zecke Ceratixodes uriae (White) = putus (Pickard-Cambridge). Zool. Anzeiger, 123 (1-2): 12-17.

- SCHULZE (P.)(1939) - Die Arthropodenfauna von Madeira nach die Ergebnisse der Reise von Prof. Lundblad, 1935. XV. Ixodoidea. Ark. Zool. Stockholm, 31 (2): 1-3.
- SCHULZE (P.)(1941) - Das Geruchorgan der Zecken. Untersuchungen ueber die Abwandlungen eines Sinnesorgans und seine Stammgeschichtliche Bedeutung. Ztschr. Morph. Oekol. Tiere, 37 (3): 491-564.
- SCHULZE (P.)(1942) - Ueber der Hautsinneorgane der Zecken, besonders ueber eine bisher unbekannte Art von Arthropoden Sinnesorganen, die Krobylophoren. Ztschr. Morph. Oekol. Tiere, 38 (2): 379-419.
- SCHULZE (P.)(1942) - Die morphologische Bedeutung des Afters und siner Umgebung bei der Zecken. Ztschr. Morph. Oekol. Tiere, 38 (3): 630-658.
- SCHULZE (P.)(1943) - Ueber zwei bemerkenswerte afrikanische Schwesterarten von Ixodes : I. rarus Neum. und I. vanidicus n.sp. Zool. Anzeiger, 142 (5-6): 121-141.
- SCHULZE (P.)(1944) - Ueber eigentuemliche Beziehungen zwischen dem Pigmentgehalt des Chitins und bestimmten Koerperbildungen bei der Nashornzecke Amblyocentor rhinocerinus (Denny). Ztschr. Morph. Oekol. Tiere, 40 (3): 406-417.
- SCHULZE (P.) & SCHLOTTKE (E.)(1930) - Bestimmungstabellen fuer das Zecken-genus Hyalomma Koch s.str. Sitzungsbei naturf. Ges. Rostock, 1927-1929, ser. 3, 2 : 32-46.
- SCHWETZ (J.)(1927) - Note sur les Ixodidae (tiques) du Katanga. Rev. Zool. afr., 15 (1): 65-72.
- SCHWETZ (J.)(1927) - Contribution à l'étude des Ixodidae (tiques) du Congo Belge (d'après les collections du Musée royal d'histoire naturelle de Bruxelles)(deuxième note). Rev. Zool. afr., 15 (1): 73-80.
- SCHWETZ (J.)(1927) - Contribution à l'étude des Ixodidae (tiques) du Congo Belge (d'après la collection du musée du Congo-Belge de Tervueren-Bruxelles)(troisième note). Rev. Zool. afr., 15 (1): 81-92.
- SCHWETZ (J.)(1932) - Notes géographiques d'entomologie médicale sur la province Orientale (Congo-Belge)(tiques, tabanides, maringoins). Ann. Soc. belge Méd. trop., 12 (4): 549-555.
- SCHWETZ (J.)(1933) - Notes parasitologiques sur la plaine du lac Edouard (parc national Albert, Congo-Belge). Rev. Zool. Bot. Afr., 23 (3-4): 259-266.

- SENEVET (G.)(1920) - Note sur quelques ixodes parasites des animaux domestiques recueillis à Mytilène de février à juin 1916. Bull. Soc. Path. exot., 13 (4): 260-261.
- SENEVET (G.)(1922) - Les espèces algériennes du genre Hyalomma. Arch. Inst. Pasteur Afr. nord, 2 (3): 393-418.
- SENEVET (G.)(1922) - Contribution à l'étude des Ixodides (IX ème note). Espèces trouvées en Algérie sur les bovins pendant les mois d'été. Arch. Inst. Pasteur Afr. nord, 2 (4): 519-528.
- SENEVET (G.)(1924) - Description de la nymphe de Hyalomma mauritanicum Senevet, 1922. Arch. Inst. Pasteur Algérie, 2 (2): 233-234.
- SENEVET (G.)(1925) - Description des nymphes de Rhipicephalus bursa et de Hyalomma lusitanicum avec un tableau pour la détermination des nymphes des ixodides algériens. Arch. Inst. Pasteur Algérie, 3 (1): 59-63.
- SENEVET (G.)(1928) - Hyalomma mauritanicum et Hyalomma lusitanicum. Arch. Inst. Pasteur Algérie, 6 (1): 35-41.
- SENEVET (1928) - Clé pour la détermination des larves d'Ixodidés trouvées sur les bovins en Algérie. Arch. Inst. Pasteur Algérie, 6 (1): 42-46.
- SENEVET (G.)(1937) - Ixodoides. Faune de France Paris (Lechevalier), 32 : 101 pp.
- SENEVET (G.), COLAS-BELCOUR (J.) & GIL COLLADO (J.)(1933) - De la présence an différents points de l'Afrique du Nord, de Dermacentor niveus Neumann. Bull. Soc. Path. exot., 26 (1): 29-31.
- SENEVET (G.) & PAMPIGLIONE (S.)(1965) - Quelques Ixodidés de la région de Géryville (hauts plateaux oranais). Bull. Soc. Path. exot., 1964, 57 (3): 400-402.
- SENEVET (G.) & RIPERT (C.)(1964) - A propos de quelques larves d'Ixodines de l'Afrique du Nord. Arch. Inst. Pasteur Algérie, 42 (1): 73-93.
- SENEVET (G.) & RIPERT (C.)(1967) - Les larves des espèces du genre Ixodes. Ann. Parasit. Lum. comp., 42 (1): 79-121.
- SENEVET (G.) & RIPERT (C.)(1967) - A propos des larves d'Ixodes pilosus et I. rubicundus. Ann. Parasit. hum. comp., 42 (1): 123-131.
- SENEVET (G.) & ROSSI (P.)(1924) - Contribution à l'étude des Ixodidés. XII. Etude saisonnière des Ixodidés de la région de Bouira (Algérie). Arch. Inst. Pasteur Algérie, 2 (2): 223-232.

- SERGEANT (E.), DONATIEN (A.), PARROT (L.) & LESTOQUARD (F.) (1945) - Etudes sur les piroplasmoses bovines. Alger (Inst. Pasteur): 816 pp.
- SERGEANT (E.) & PONCET (A.) (1937) - Tableau de la répartition saisonnière des tiques les plus répandues en Algérie. Arch. Inst. Pasteur Algérie, 15 (2): 220-224.
- SERRANO (F. Moreira Henriques) (1963) - Considerações sobre a morfologia, ecologia e biologia das carraças do género Hyalomma assinaladas em Angola. Pecuaria, 21 : 61-79.
- SERRANO (F. Moreira Henriques) (1963) - Considerações sobre a morfologia, ecologia e biologia dos ixodídeos dos géneros Amblyomma e Derma-centor assinalados em Angola. Rev. Cienc. vet., 58 (386-387): 181-204.
- SIGWART (H.) (1915) - Beitrag zur Zeckenkenntnis von deutsch Suedwest Afrika, unter besonderer Beruecksichtigung der Funde in den Bezirken Outjo und Waterberg. Ztschr. Infektionskr. Haustiere, 16 (6): 434-444.
- SIMPSON (J.J.) (1911) - Entomological research in British West Africa. I. Gambia. Bull. entom. Res., 2 (2): 187-239.
- SIMPSON (J.J.) (1912) - Entomological research in British West Africa. II. Northern Nigeria. Bull. entom. Res., 1911, 2 (4): 301-356.
- SIMPSON (J.J.) (1912) - Entomological research in British West Africa. III. Southern Nigeria. Bull. entom. Res., 3 (2): 137-193.
- SIMPSON (J.J.) (1913) - Entomological research in British West Africa. IV. Sierra Leone. Bull. entom. Res., 4 (3): 151-190.
- SIMPSON (J.J.) (1914) - Entomological research in British West Africa. V. Gold Coast. Bull. entom. Res., 5 (1): 1-36.
- SIMPSON (J.J.) (1918) - Bionomics of tsetse and other parasitological notes in the Gold Coast. Bull. entom. Res., 8 (3-4): 193-214.
- SONENSHINE (D.F.), KOHLS (G.M.) & CLIFFORD (C.M.) (1969) - Ixodes crenulatus Koch, 1844. Synonymy with I. kaiseri Arthur, 1957 and redescription of the male, female, nymph and larva. Acarologia, 11 (2): 193-206.
- STAMPA (S.) (1959) - Tick paralysis in the Karroo area of South Africa. Onderts. J. vet. Res., 28 (2): 169-227.

- STARKOFF (O.)(1956) - Fauna di Romagna (collezioni Zengheri)(Ixodoidea). Riv. Parassit., 17 (2): 119-122.
- STARKOFF (O.)(1957) - Ixodoidea del Museo civico di storia naturale Giacomo Doria di Genova. Ann. Mus. Stor. nat. G. Doria, 69 (1): 10-18.
- STARKOFF (O.)(1957) - Cenni storici sulle nostre conoscenze intorno alle zecche con particolare riguardo all'Italia. Nuovi Ann. Ig. Microbiol., 8 (1): 70-76.
- STARKOFF (O.)(1957) - Ixodoidea della Sicilia. Mem. Soc. entom. ital., 36 (2): 97-104.
- STARKOFF (O.)(1958) - Ixodoidea d'Italia. Roma (Il Pensiero scientifico): 385 pp.
- STARKOFF (O.)(1960) - Ixodoidea della Sardegna. Parassitologia, 2 (1-2): 301-309.
- STARKOFF (O.) & CAGNOLATI (G. C.)(1962) - Nuove osservazioni faunistiche e biologiche sulle zecche italiane. Parassitologia, 4 (1): 31-37.
- STELLA (E.)(1938) - Contributo alla conoscenza degli issodini della Campagna Romana. Bull. Zool. Torino, 9 (1-2): 1-7.
- STELLA (E.)(1938) - Gli Ixodidi dell'Africa orientale italiana. Riv. Biol. colon., 1 (2): 135-153.
- STELLA (E.)(1938) - Ixodoidea della Libia. Aggiunte al Prodrómo della fauna della Libia di Edoardo Zavattari. Boll. Soc. entom. ital., 70 (6-7): 123-124.
- STELLA (E.)(1939) - Gli Ixodidi fino ad ora conosciuti per l'Africa. Giorn. ital. Clin. trop., 3 (5-6): 135-153.
- STELLA (E.)(1940) - Nuovi dati sugli Ixodidi dell'Africa orientale italiana. Riv. Biol. colon., 3 (6): 431-435.
- STELLA (E.)(1942) - Anatomia e istologia di Rhipicephalus sanguineus. Arch. Zool. Torino, 30 (2): 155-180.
- STEYN (J.J.)(1955) - A second locality record in Uganda for the tick parasite Hunterellus hookeri and a few discussion on other tick parasites. East afr. med. J., 32 (9): 357-360.
- STEWART (J.L.)(1933) - Ticks of Gold Coast. Rep. Dept anim. Health Gold Coast, 1932-1933 (30 pp.): 14.
- STEWART (J.L.)(1935) - Idem. Ibidem, 1934-1935 (35 pp.): 12-22.
- STEWART (J.L.)(1936) - Idem. Ibidem, 1935-1936 (30 pp.): 13.
- STEWART (J.L.)(1937) - Idem. Ibidem, 1936-1937 (35 pp.): 12-21.

- TENDEIRO (J.)(1946) - Ixodídeos da Guiné portuguesa : Rhipicephalus sirus Koch, 1844 e Rh.sanguineus (Latreille, 1806). Bol. cult. Guiné port., 1 (3): 397-423.
- TENDEIRO (J.)(1947) - Ixodídeos da Guiné portuguesa. Subfamília Amblyomminae Neveu-Lemaire, 1938. Bol. cult. Guiné port., 2 (7): 617-709.
- TENDEIRO (J.)(1948) - Subsídios para o conhecimento da fauna parasitológica da Guiné. Bol. cult. Guiné port., 3 (11): 639-738.
- TENDEIRO (J.)(1949) - Ixodídeos da Guiné portuguesa. Hyalomma savignyi Gervais, 1844. Bol. cult. Guiné port., 4 (14): 319-334.
- TENDEIRO (J.)(1950) - Ixodídeos da Guiné portuguesa. Aponomma halli n.sp. parasita dos varanídeos. An. Inst. med. trop. Lisboa, 7 : 135-154.
- TENDEIRO (J.)(1951) - Alguns Ixodídeos recolhidos pela missão zoológica da Guiné. An. Jta Miss. geogr. Lisboa, VI, 4 (1): 39-52.
- TENDEIRO (J.)(1951) - Ixodídeos. Mem. Cent. Estud. Guiné port., Actualidades vet. Guiné port., 15 : 129-133.
- TENDEIRO (J.)(1951) - Subsídios para o conhecimento da entomofauna parasitaria de Moçambique. An. Jta Miss. geogr. Lisboa, VI, 4 (2): 121-152.
- TENDEIRO (J.)(1951) - Notula sobre dois casos teratológicos em carraças de Moçambique. An. Jta Miss. geogr. Lisboa, VI, 4 (2): 153-158.
- TENDEIRO (J.)(1951) - Ixodídeos da Guiné portuguesa. Notas teratológicas. Bol. cult. Guiné port., 6 (22): 339-363.
- TENDEIRO (J.)(1951) - Ixodídeos da Guiné portuguesa. Novos dados acerca da subfamília Amblyomminae. Bol. cult. Guiné port., 6 (23): 681-690.
- TENDEIRO (J.)(1951) - Ixodídeos da Guiné portuguesa. Nota sobre duas carraças guineenses do género Rhipicephalus. Bol. cult. Guiné port., 6 (24): 909-928.
- TENDEIRO (J.)(1952) - Ixodídeos da Guiné portuguesa. Chaves para a identificação das carraças guineenses. Listas de hospedeiros e espécies. An. Inst. Med. trop. Lisboa, 9 (1): 195-263.
- TENDEIRO (J.)(1952) - Febre Q. Mem. Cent. Estud. Guiné port., 16 : 340 pp.
- TENDEIRO (J.)(1953) - Alguns ectoparasitas recolhidos nos Bijagós. Garcia de Orta, Rev. Jta Miss. geogr. Lisboa, 1 (2): 263-267.
- TENDEIRO (J.)(1954) - Nota sobre uma pupípara e um ixodídeo de Cabo Verde, Hippobosca maculata Leach, 1817 e Amblyomma variegatum (Fabricius, 1794). Garcia de Orta, Rev. Jta Miss. geogr. Lisboa, 2 (2): 199-203.

- TENDEIRO (J.)(1955) - An ixodological survey of Moçambique. Garcia de Orta, Rev. Jta Miss. geogr. Lisboa, 3 (2): 231-236.
- TENDEIRO (J.)(1955) - Sobre alguns Ixodídeos dos géneros Hyalomma C.L. Koch, 1844 e Aponomma Neumann, 1899. Bol. cult. Guiné port., 10 (39): 319-461.
- TENDEIRO (J.)(1956) - Notas sobre o Rhipicephalus simus simus C.L. Koch, 1844 e Rhipicephalus simus senegalensis C.L. Koch, 1844 na Guiné portuguesa. Bol. cult. Guiné port., 11 (42): 99-109.
- TENDEIRO (J.)(1957) - Ixodídeos encontrados em S.Tomé e Príncipe. Bol. cult. Guiné port., 12 (45): 39-46.
- TENDEIRO (J.)(1958) - Estudos de Ixodologia. Nota sobre a distribuição geográfica dos aponommas africanos. Bol. cult. Guiné port., 13 (51): 269-303.
- TENDEIRO (J.)(1959) - Sur quelques Ixodidés du Mozambique et de la Guinée portugaise. I. Bol. cult. Guiné port., 14 (53): 21-95.
- TENDEIRO (J.)(1959) - Sur quelques Ixodidés du Mozambique et de la Guinée portugaise. II. Bol. cult. Guiné port., 14 (55): 407-457.
- TENDEIRO (J.)(1963) - Sur quelques Ixodidés du Mozambique et de la Guinée portugaise. III. Bol. cult. Guiné port., 18 (70): 223-307.
- TENDEIRO (J.)(1962) - Revisão sistemática dos Ixodídeos portugueses. Bol. pecuario, 30 (2): 5-131.
- THEILER (G.)(1941) - Ticks in the South African zoological survey collection. I. Ixodes alluaudi Neumann, 1913, a primitive tick parasite on shrews. Onderst. J. vet. Sci., 17 (1-2): 51-60.
- THEILER (G.)(1943) - Ticks in the South African zoological survey collection. II. Amblyomma sylvaticum (de Geer, 1778). Onderst. J. vet. Sci., 18 (1-2): 85-89.
- THEILER (G.)(1945) - Ticks in the South African zoological survey collection. III. The ornate Aponomma. Onderst. J. vet. Sci., 20 (2): 165-178.
- THEILER (G.)(1945) - Ticks in the South African zoological survey collection. IV. The inornate Aponomma. Onderst. J. vet. Sci., 20 (2): 179-190.
- THEILER (G.)(1945) - Ticks in the South African zoological survey collection. V. Three African Haemaphysalis parasitic on domestic stock. Onderst. J. vet. Sci., 20 (2): 191-207.

- THEILER (G.)(1947) - Ticks in the South African zoological survey collection. VI. Little known African Rhipicephalids. Onderst. J. vet. Sci., 21 (2): 253-300.
- THEILER (G.)(1948) - Zoological survey of the Union of South Africa. Tick survey. I. Distribution of Amblyomma hebraeum. Onderst. J. vet. Sci., 23 (1-2): 217-231.
- THEILER (G.)(1949) - Tick survey. II. Distribution of Boophilus decoloratus, the blue tick. Onderst. J. vet. Sci., 22 (2): 255-268.
- THEILER (G.)(1949) - Tick survey. III. Distribution of Rhipicephalus appendiculatus, the brown tick. Onderst J. vet. Sci., 22 (2): 269-284.
- THEILER (G.)(1950) - Tick survey. IV. Distribution of Rhipicephalus capensis, the Cape brown tick. Onderst J. vet. Sci., 24 (1-2): 7-22.
- THEILER (G.)(1950) - Tick survey. V. Distribution of Rhipicephalus evertsi, the red tick. Onderst J. vet. Sci., 24 (1-2): 33-36.
- THEILER (G.)(1950) - Tick survey. V. Distribution of the Ixodes : Ixodes pilosus and Ixodes rubicundus. Onderst J. vet. Sci., 24 (1-2): 37-51.
- THEILER (G.)(1956) - Tick survey. IX. Distribution of the three South African Hyalomma or bontpoots. Onderst. J. vet. Res., 27 (2): 239-269.
- THEILER (G.)(1958) - Distribution of ticks. Maps available in the literature. Congr. C.C.T.A. - C.S.A. Cartogr. Vecteurs Maladies, Bukavu, 1957 : 55-57.
- THEILER (G.)(1959) - African ticks and birds. Proc. 1st panafr. ornith. Congr, Ostrich (suppl.)(3): 353-378.
- THEILER (G.)(1959) - Ticks : their biology and their distribution. J. South Afr. vet. med. Assoc., 30 (3): 195-203.
- THEILER (G.)(1961) - A contribution to the knowledge of African Ixodidae. The genus Rhipicentor. Rev. Zool. Bot. afr., 66 (3-4): 297-308.
- THEILER (G.)(1962) - The Ixodoidea parasites of vertebrates in Africa south of the Sahara. Onderstepoort (S.9958): 255 pp.
- THEILER (G.)(1964) - XXI. Ecogeographical aspects of tick distribution. DAVIS (D.H.S.), Ecological studies in Southern Africa. Monographiae biologicae, den Haag (W. Junk), 14 : 284-300.

- THEILER (G.) & ROBINSON (B.N.)(1953) - Tick survey. VII. Distribution of Haemaphysalis leachi, the yellow dog tick. Onderst. J. vet. Res., 26 (1): 83-91.
- THEILER (G.) & ROBINSON (B.N.)(1953) - Ticks in the South African zoological survey collection. VII. Six lesser known African Rhipicephalids. Onderst. J. vet. Res., 26 (1): 93-136.
- THEILER (G.) & ROBINSON (B.N.)(1954) - Tick survey. VIII. Checklist of ticks recorded from the Belgian Congo and Ruanda-Urundi, from Angola and from Northern Rhodesia. Onderst. J. vet. Res., 1953, 26 (3): 447-461.
- THEILER (G.) & SALISBURY (L.E.)(1958) - Tick survey. VIII. Distribution of Margaropus winthemi, the winter horse tick. Onderst. J. vet. Res., 27 (4): 599-604.
- THEILER (G.) & SALISBURY (L.E.)(1959) - Ticks in the South African zoological survey collection. IX. The Amblyomma marmoreum group. Onderst. J. vet. Res., 28 (1): 47-124.
- THEILER (G.), WALKER (J.B.) & WILEY (A.J.)(1956) - Tick survey. Two East African ticks. Onderst. J. vet. Res., 27 (1): 83-99.
- THEODOR (O.) & COSTA (M.)(1967) - Ixodoidea. Survey of the parasites of wild mammals and birds in Israel. I. Ectoparasites. Jerusalem (Israel Acad. Sci. Humanities, 117 pp.): 92-103.
- TONELLI-RODELLELLI (M.)(1930) - Ixodoidea del Museo di Milano. Atti Soc. ital. Sci. nat., 69 (2): 112-124.
- TONELLI-RODELLELLI (M.)(1932) - Spedizione scientifica all'oasi di Cufra (marzo-luglio 1931). Ixodoidea. Ann. Mus. Stor. nat. Genova, 55 : 369-373.
- TONELLI-RODELLELLI (M.)(1932) - Hyalomma nuovi delle colonie italiane. Atti Soc. ital. Sci. nat., 71 (2): 119-125.
- TONELLI-RODELLELLI (M.)(1932) - Ixodoidea del Museo di Torino. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, ser. 3, 41 (6): 1-10.
- TONELLI-RODELLELLI (M.)(1932) - Missione scientifica del Prof. E. Zavattari nel Fezzan (1931). Boll. Soc. entom. ital., 64 (6): 106-108.
- TONELLI-RODELLELLI (M.)(1935) - Ixodoidea del Fezzan e della Somalia italiana raccolti dal Prof. E. Zavattari e dal Prof. C. Tedeschi. Atti Soc. ital. Sci. nat., 74 (3): 239-252.
- TONELLI-RODELLELLI (M.)(1939) - Contributo alla conoscenza della fauna ixodologica sud-americana. Riv. Parassit., 3 (1): 39-55.

- UILENBERG (G.)(1963) - Quelques identifications intéressantes. Tiques. Autres acariens. Rapp. ann. Lab. cent. Elevage Région Rech. Madagascar, 1962, Tananarive : 55.
- UILENBERG (G.)(1963) - Boophilus (Uroboophilus) fallax Minning, 1934, synonyme de Boophilus microplus (Canestrini, 1887). Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 1962, 15 (4): 387-398.
- UILENBERG (G.)(1965) - Amblyomma chabaudi Rageau, 1964 (Ixodidae). Description de la femelle et de la nymphe. Variations morphologiques du mâle. Ann. Parasit. hum. comp., 40 (6): 681-692.
- UILENBERG (G.)(1965) - Notes sur les hématozoaires et tiques des animaux domestiques à Madagascar. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 1964, 17 (3): 337-359.
- UILENBERG (G.) & HOOGSTRAAL (H.)(1965) - Ixodes domerguei n.sp. (Ixodoidea, Ixodidae), the Madagascar bird ixodid. J. med. Entom., 2 (3): 258-260.
- UILENBERG (G.) & HOOGSTRAAL (H.)(1968) - Ixodes albignaci n.sp. (Ixodoidea, Ixodidae) parasite d'Insectivor. et de Rodentia à Madagascar. Ann. Parasit. hum. comp., 43 (5): 605-610.
- UILENBERG (G.) & HOOGSTRAAL (H.)(1969) - Ixodes randrianasoloi sp.n. (Ixodoidea, Ixodidae) parasite de Rattus rattus (Rodentia) à Madagascar. Ann. Parasit. hum. comp., 44 (1): 93-96.
- UILENBERG (G.) & HOOGSTRAAL (H.)(1969) - Ixodes nesomys sp.n. (Ixodoidea, Ixodidae) parasite d'un rongeur malgache. Ann. Parasit. hum. comp., 44 (1): 97-100.
- UNSWORTH (K.)(1952) - The ixodid parasites of cattle in Nigeria. Ann. trop. Med. Parasit., 46 (4): 331-336.
- VAN SACEGHEM (R.)(1914) - Les tiques. Les maladies qu'elles transmettent; les moyens de les détruire. Bull. agric. Congo belge, 5 (1): 73-87.
- VAN VAERENBERGHE (R.)(1954) - Notes relatives à quelques déterminations de tiques du Ruanda-Urundi et du Congo-Belge. Bull. Soc. entom. Belgique, 90 (7-8): 222-226.
- VASSILIADES (G.)(1965) - Contribution à la connaissance de la tique africaine Rhipicephalus senegalensis Koch, 1844 (Acariens, Ixodoidea). Ann. Fac. Sci. Dakar, 1964, 14 : 1-104.
- VERMEIL (C.)(1954) - Faune parasitologique des îles de Zembra et Zembretta. Mém. Soc. Sci. nat. Tunisie, 2 (1): 45-56.
- VILLIERS (A.)(1955) - Note sur quelques Ixodidae et Gamasidae parasites des vertébrés rencontrés en Afrique occidentale française. Bull. Inst. fr. Afr. noire, 17 A (2): 444-454.

- WALKER (J.B.)(1955) - Rhipicerhalus pulchellus (Gerstaecker, 1873). A description of the larva and nymph with notes on the adultes and on its biology. Parasitology, 45 (1-2): 95-98.
- WALKER (J.B.)(1956) - Rhipicephalus pravus Doenitz, 1910. Parasitology, 46 (3-4): 243-260.
- WALKER (J.B.)(1957) - Rhipicephalus humeralis Rondelli, 1926. Parasitology, 47 (1-2): 145-152.
- WALKER (J.B.)(1958) - Research on East African ticks. Rep. East. afr. vet. Res. Org. 1956-1957 : 48-49.
- WALKER (J.B.)(1960) - Notes on common tick species of East Africa. Nairobi (Cooper, Mc Dougall & Robertson, Ltd): 24 pp.
- WALKER (J.B.)(1961) - Some observations on the classification and biology of ticks belonging to the genus Rhipicephalus, with special reference to the immatures stages. East. afr. med. J., 38 (5): 232-238.
- WALKER (J.B.)(1966) - Rhipicephalus reichenowi Zumpt, 1943 : a redescription of the male and female and descriptions of the nymph and larva, together with an account of its known hosts and distribution. Parasitology, 56 (4): 457-469.
- WALKER (J.B.)(1966) - Rhipicephalus carnivoralis sp.nov. (Ixodoidea, Ixodidae), a new species of tick from East Africa. Parasitology, 56 (1): 1-12.
- WALKER (J.B.) & PARSONS (B.T.)(1964) - The laboratory rearing of Amblyomma sparsum Neumann, 1899. Parasitology, 54 (1): 173-176.
- WALKER (J.B.) & WILEY (A.J.)(1959) - Rhipicephalus camelopardalis n.sp. (Ixodoidea, Ixodidae), a new species of tick from East African giraffes. Parasitology, 49 (3-4): 448-453.
- WALLACE (C.R.)(1960) - Report on an investigation of agricultural pests in St. Helena, 1957-1959. London (Colon. Office): 54 pp.
- WARBURTON (C.)(1912) - Notes on the genus Rhipicephalus, with the description of new species, and the consideration of some species hitherto described. Parasitology, 5 (1): 1-20.
- WARBURTON (C.)(1913) - On four new species and two new varieties of the Ixodid genus Haemaphysalis. Parasitology, 6 (2): 121-130.
- WARBURTON (C.)(1921) - Acarina. I. Ixodidae. MICHAELSEN (W.), Beitrage zur Kenntnis der Land und Suesswasserfauna deutsch Suedwestafrikas. Ergebn. Hamburg deutsch suedwest Afr. Stud. Reise, 1911, 2 : 91-93.

- WARBURTON (C.)(1927) - Acarina, Ixodoidea. MONOD (E.), Contribution à l'étude de la faune du Cameroun. Faune des colonies françaises, Paris (Soc. Edit. géogr. marit. colon.) : 633-634.
- WARBURTON (C.)(1933) - On five new species of ticks (Arachnida, Ixodoidea), with notes on three previously described species. Parasitology, 24 (4): 558-568.
- WARBURTON (C.) & NUTTALL (G.H.F.)(1909) - On new species of Ixodidae with a note on abnormalities observed in ticks. Parasitology, 2 (1-2): 57-76.
- WEBER (N.A.)(1954) - The insect fauna of an Iraq oasis, the city of Baghdad. Entom. News, 65 (7): 178-182; (8): 203-206.
- WEIDNER (H.)(1964) - Eine im baltische Bernstein gefundene Zecke, Ixodes succineus sp.n. Veroff. Ueberseemus. Bremen, 3 (3): 143-151.
- WEISS (A.)(1911) - Catalogue et distribution des arthropodes piqueurs de l'île de Djerba. Arch. Inst. Pasteur Tunis, 3 : 268-274.
- WEISS (A.)(1911) - Sur les ectoparasites du hérisson de Djerba. Arch. Inst. Pasteur Tunis, 3 : 209-214.
- WEISS (A.)(1912) - Addition au catalogue des arthropodes piqueurs de Djerba. Arch. Inst. Pasteur Tunis, 4 : 227-228.
- WILEY (A.J.)(1953) - Notes on animal diseases. XXV. Common ticks of live-stock in Kenya. East afr. agric. J., 19 (1): 5-10.
- WILEY (A.J.)(1958) - Distribution of the common brown tick in Kenya. East afr. agric. J., 24 (1): 53-56.
- WILKINSON (P.R.)(1953) - Observations on the sensory physiology and behaviour of larvae of the cattle tick Boophilus microplus (Can.). Austr. J. Zool., 1 (3): 345-356.
- WILKINSON (P.R.)(1957) - The spelling of pastures in cattle tick control. Austr. J. agric. Res., 8 (4): 414-423.
- WILKINSON (P.R.)(1961) - The use of sampling methods in studies of the distribution of larvae of Boophilus microplus in pastures. Austr. J. Zool., 9 (5): 752-783.
- WILSON (S.G.)(1946) - Seasonal occurrence of Ixodidae on cattle in Northern Province, Nyasaland. Parasitology, 37 (3-4): 118-125.
- WILSON (S.G.)(1948) - Research. Rep. vet. Dept Uganda, 1947 : 13-20.
- WILSON (S.G.)(1949) - Research. Rep. vet. Dept Uganda, 1948 : 17-25.

- WILSON (S.G.)(1950) - A check-list and host-list of Ixodoidea found in Nyasaland, with description and biological notes on some of the rhipicerphalids. Bull. entom. Res., 41 (2): 415-428.
- WILSON (S.G.)(1950) - - Research. Rep. vet. Dept Uganda, 1949 : 16-29.
- WILSON (S.G.)(1953) - A survey of the distribution of the tick vectors of East coast fever in East and Central Africa. Proc. 15 th internat. vet. Congr., Stockholm, 1953, 1 : 287-290.
- WILSON (S.G.)(1954) - Rhipicerphalus hurti n.sp. (Ixodoidea) from Kenya game and domestic animals. Parasitology, 44 (3-4): 277-284.
- YEOMAN (G.H.)(1964) - Cattle ticks in East Africa. Outlook on Agriculture, 4 (3): 126-135.
- YEOMAN (G.H.) & WALKER (J.B.)(1967) - The Ixodid ticks of Tanzania. London (Commonwealth Institute of Entomology): 215 pp.
- YORKE (W.) & BLACKLOCK (B.)(1915) - Notes on certain animal parasites of domestic stock in Sierra Leone. Ann. trop. Med. Parasit., 9 (3): 413-420.
- ZIEMANN (H.)(1905) - Zur Verbreitung der blutsaugenden Tiere in West-Afrika. Arch. Schiffs. Tropen Hyg., 9 (3): 114-119.
- ZIEMANN (H.)(1912) - Zur Verbreitung der blutsaugenden Tiere in Kamerun. Arch. Schiffs Tropen Hyg., 16 (2): 53-58.
- ZUMPT (F.)(1939) - Vorstudie zu einer Revision der Gattung Rhipicerphalus Koch. I. Die Rhipicerphalus Arten der U.S.S.R. Ein Beitrag zur Variabilität in der sanguineus Gruppe. Ztschr. Parasitenk., 11 (2-3): 400-409.
- ZUMPT (F.)(1940) - Idem. II. Zur Kenntnis der ausserafrikanischen Rhipicerphalus Arten. Ztschr. Parasitenk., 1939, 11 (5): 669-678.
- ZUMPT (F.)(1942) - Idem. III. Die gefleckte Rhipicerphalus Arten. Ztschr. Parasitenk., 12 (4): 433-443.
- ZUMPT (F.)(1942) - Idem. IV. Die Variationsbreite der Nachkommen eines Weibchens von Rhipicerphalus bursa Can. & Fanz. Ztschr. Parasitenk., 12 (4): 444-450.
- ZUMPT (F.)(1942) - Idem. V. Zur Kenntnis afrikanischer Rhipicerphalus Arten. Ztschr. Parasitenk., 12 (4): 479-500.
- ZUMPT (F.)(1942) - Idem. VI. Rhipicerphalus appendiculatus Neumann und verwandte Arten. Ztschr. Parasitenk., 12 (5): 538-551.

- ZUMPT (F.)(1943) - Idem. VII. Rhipicephalus simus Koch und verwandte Arten. Ztschr. Parasitenk., 13 (1): 1-24.
- ZUMPT (F.)(1943) - Idem. VIII. Rhipicephalus aurantiacus Neumann und aehnliche Arten. Ztschr. Parasitenk., 13 (1): 102-117.
- ZUMPT (F.)(1950) - Preliminary study to a revision of the genus Rhipicephalus Koch. Doc. Moçambique, 60 : 57-123.
- ZUMPT (F.)(1951) - Phylogenie der Zecken und natuerliches System. Ztschr. Parasitenk., 15 (1): 87-101.
- ZUMPT (F.)(1958) - A preliminary survey of the distribution and host specificity of ticks (Ixodoidea) in the Bechanaland protectorate. Bull. entom. Res., 49 (2): 201-223.

